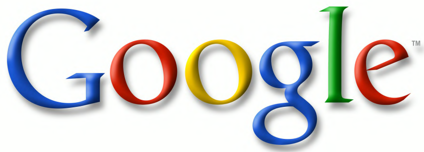


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

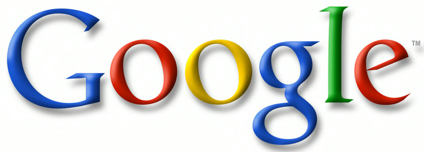
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.



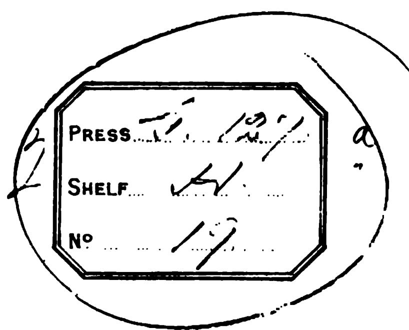


PRESS V. 127 a
SHELF 4
Nº 19

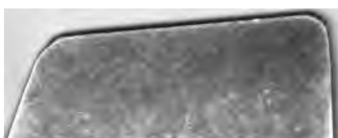
1662 d. 72.







1662 d. 72.



KURZES LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

VON

Dr. L. HERMANN,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZU ZÜRICH.



SIEBENTE, GÄNZLICH NEU VERFASSTE AUFLAGE.

Mit 95 in den Text eingedruckten Abbildungen.

BERLIN 1882.
VERLAG VON AUGUST HIRSCHWALD.
N.W. UNTER DEN LINDEN 68.

Der Verfasser behält sich das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen vor.

Vorwort zur siebenten Auflage.

Die vorliegende Auflage des Grundrisses ist eine gänzlich neu verfasste Bearbeitung, in welche nur wenige Fragmente des bisherigen Textes Aufnahme gefunden haben; und es erschien gerechtfertigt, diesem Sachverhalt durch eine Abänderung des bisherigen Titels Ausdruck zu geben. Ich hatte die Absicht, die schematisirende Behandlungsweise der früheren Auflagen aufzugeben, und eine natürlichere Darstellungsweise einzuführen, zugleich das dem Leser darzubietende thatsächliche Material zu vermehren, und das Verständniss durch schärfere Gliederung des Inhaltes und durch Vermehrung und Verbesserung der Abbildungen zu erleichtern*). Wer sich die Mühe nimmt, eine Vergleichung mit der vorigen Auflage anzustellen, wird schon beim blossen Durchblättern finden, wie viel z. B. an numerischen Angaben hinzugekommen ist. Mit der Neubearbeitung ist auch einem von hervorragender Seite geäusserten Grundsatz Rechnung getragen worden, dass der inductive Gang der Forschung auch im Lehrbuch und selbst in dem kürzesten Grundriss zum Leitfaden der Darstellung zu machen sei, und ich muss gestehen, dass sich diese Bearbeitungsweise mit überraschender Leichtigkeit hat durchführen lassen, ohne, wie ich gefürchtet hatte, mehr Raum zu beanspruchen, als die bisherige, welche die Resultate voranstellte und die Beweise ihnen folgen liess. Im Gegentheil ist durch Weglassung vieler rein schematisirender Abschnitte, welche ehemals ihren Nutzen hatten, jetzt aber durch die allgemeinere naturwissenschaftliche Schulung entbehrlich schienen, ausserdem mit der jetzigen, streng inductiven Darstellungsweise sich schlecht vertrugen, soviel Raum gespart worden, dass der Umfang des

*) Die Abbildungen des letzten Abschnittes sind fast sämmtlich der Entwicklungsgeschichte von Kölliker entnommen; für die liebenswürdige Einwilligung hierzu sage ich dem Herrn Verfasser meinen wärmsten Dank.

Buches sich trotz der bedeutenden Materialvermehrung wesentlich verkleinert hat.

Gern hätte ich auch den rein chemischen Abschnitt über die Körperbestandtheile unterdrückt, wenn nicht Stimmen, auf welche ich Werth lege, zu seiner Beibehaltung gerathen hätten. Dieser Abschnitt hat seinerzeit, indem er zum ersten Male (in der 2. Auflage, 1867) die moderne chemische Constitutionslehre in ein physiologisches Werk übertrug, wie mir versichert wird, nicht unwesentlich dazu beigetragen, die Mediciner auf das Studium der modernen Chemie hinzuweisen. Heute, wo überall der chemische Unterricht sich in diesen Anschauungen bewegt, hat ein solcher Abschnitt ungleich geringere Bedeutung, und ist denn auch von Auflage zu Auflage abgekürzt worden. Er ist der einzige Theil der vorliegenden Auflage, welcher sich im Wesentlichen an den bisherigen Text anlehnt.

Das Hypothetische, welches leider in der Physiologie noch vielfach unentbehrlich ist, ist in der neuen Bearbeitung noch mehr als in der früheren abgekürzt und beschränkt worden. Widerlegte Hypothesen aber habe ich einfach wegzulassen mich entschlossen; denn in der Physiologie wird es doch hoffentlich nicht anders sein als in anderen Naturwissenschaften, wo man das als unrichtig Erkannte ad acta legt und nur noch in historischen Darstellungen erwähnt, für welche in Grundrissen kein Platz ist. Ich mache diese Bemerkung, weil die Praxis einiger anderen physiologischen Grundrisse auf gewissen Gebieten die entgegengesetzte zu sein scheint. Wenigstens kann ich es nicht vereinbar finden, wenn in dem einen Capitel der Gegenstand so dargestellt wird, als ob das Buch vor mehreren Decennien geschrieben wäre, ohne alle Erwähnung zahlreicher neu hinzugekommener wesentlicher Thatsachen, und auf anderen wieder die bedenklichsten und kühnsten Schlüsse der letzten Tage als sicherer Erwerb der Wissenschaft auftreten.

Möge diese neue Bearbeitung in dem Maasse nachsichtige Freunde sich erwerben, als ich Liebe und Arbeit ihr gewidmet habe.

Zürich, im October 1881.

L. Hermann.

Inhalt.

Vor der Benutzung des Buches wolle man Folgendes corrigiren:

Seite 26 ist einzuschalten:

m. Farbstoffe der Netzhaut; s. hierüber das 12. Capitel.

Seite 26, Zeile 3 v. unten, soll es heissen 8. statt 6.

Seite 256, Zeile 2 v. oben, ist der Name Chauveau zu streichen.

Seite 348, 352, 361, soll es in den Ueberschriften heissen: IV., V., VI. statt III., IV., V.

Seite 364, Zeile 11 von unten, soll es heissen p. 403 statt sub 9.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den regelmässigen Vorgängen in den lebenden Wesen, den Pflanzen und Thieren. Zu den letzteren zählt auch der Mensch, dessen Physiologie den eigentlichen Gegenstand dieses Buches bildet. Unsere Kenntnisse über die Physiologie des Menschen sind aber zu einem grossen Theile durch Untersuchungen an anderen Objecten des Thierreiches gewonnen, und nur durch Analogieschlüsse auf den Menschen übertragen, so dass der Inhalt des Buches richtiger als Physiologie der höheren Klassen des Thierreiches mit besonderer Berücksichtigung des Menschen bezeichnet werden würde.

Die Erscheinungen des Lebens müssen vor allen Dingen festgestellt werden, wozu in erster Linie die Beobachtung dient, theils mittels des einfachen Gebrauches unserer Sinne, theils durch Hinzunahme verschärfender Hülfsmittel wie Microscop, Hörrohr, graphische Registrirung.

Die graphische Registrirung, deren Vorzüge in der Continuirlichkeit der Beobachtung, in der documentarischen Feststellung der Resultate und in der beliebig genauen Analyse der zeitlichen Aenderung liegen, gestaltet sich am einfachsten, wenn der zu beobachtende Vorgang in einer Bewegung besteht, die sich auf die Bahn einer graden Linie beschränkt; man hat dann nur eine Schreibfläche in einer zur Bewegung verticalen Richtung mit gleichförmiger oder gesetzmässiger Geschwindigkeit an einem der bewegten Puncte vorbeizuführen, damit letzterer eine Curve aufzeichne, deren Abscissen den Zeiten, deren Ordinaten den Ortsveränderungen des Punctes entsprechen. Durch einfache Kunstgriffe gelingt es, auch nicht lineare Bewegungen, z. B. Volumänderungen, Umfangsänderungen, in proportionale gradlinige Bewegungen umzusetzen und so aufzuschreiben; Volumänderungen lässt man z. B. mittels eines eingeschlossenen Luftquantums auf eine gespannte Membran wirken und schreibt die gradlinige Bewegung der Membrankuppe auf. Auch andre Vorgänge als Bewegungen lassen sich graphisch registriren, indem man sie künstlich in Bewegungen umsetzt; Temperaturänderungen z. B. kann man durch ihre ausdehnende Wirkung in Volumänderungen eines Luftquantums verwandeln, und diese in eben angegebener Weise aufschreiben. Im Wesen der graphischen Registrirung liegt es, dass sie nur Aenderungen in der Zeit darstellt, die Abscissen

der gewonnenen Curven also Zeiten bedeuten; je schneller die Bewegung der Schreibfläche, um so mehr erscheinen die zeitlich rasch auf einander folgenden Phasen getrennt, um so genauer wird also die zeitliche Analyse. Durch Kunstgriffe kann man auch andre Abhängigkeiten, als solche von der Zeit, graphisch darstellen, z. B. die Abhängigkeit der Muskellänge von den dehnenden Gewichten; man braucht dann nur das Gewicht proportional der Zeit wachsen zu lassen (durch Einfliessen von Quecksilber in ein belastendes Hohlgefäss), damit die Abscissen der erhaltenen Curve, welche eigentlich Zeiten bedeuten, zugleich Lasten darstellen.

Die unmittelbare Beobachtung lehrt uns nur einen kleinen Theil der Lebenserscheinungen kennen. Die meisten spielen sich im Inneren des Organismus ab, und können nur durch Eingriffe in den normalen Gang des Lebens, z. B. durch Eröffnung von Körperhöhlen, der Beobachtung zugänglich gemacht werden. Jede unter willkürlich herbeigeführten Umständen angestellte Beobachtung heisst ein Experiment. Das Gebiet des Experimentes erstreckt sich aber viel weiter als auf die blosse Hinwegräumung natürlicher Beobachtungshindernisse. Die unten zu erörternde Aufgabe der Erklärung der Lebenserscheinungen macht es wünschenswerth, möglichst alle Eigenschaften des Organismus und seiner Theile kennen zu lernen, und diese enthüllen sich nur, wenn man sich nicht mit der Beobachtung der gleichsam zufällig sich darbietenden Aeusserungen im normalen Gange des Lebens begnügt, sondern die Theile willkürlich so variirten Bedingungen aussetzt, dass sich ihre Eigenschaften vollständiger zu erkennen geben. In der Variirung der Bedingungen, dergestalt dass möglichst bestimmte Fragen an die Natur gestellt und ihre Beantwortung erzwungen wird, besteht die Kunst des Experimentirens. Von grosser Wichtigkeit ist es, dass viele Organe, namentlich kaltblütiger Thiere, einen grossen Theil ihrer Lebenseigenschaften auch im isolirten Zustande längere Zeit beibehalten, wodurch das Experimentiren beträchtlich erleichtert wird. Immerhin muss bei der Uebertragung so gewonnener Resultate auf den unversehrten Zustand grosse Vorsicht beobachtet werden, bis genau festgestellt ist, welche Veränderungen das Organ durch die Isolirung erlitten hat.

Die durch Beobachtung und Experiment an den thierischen Organismen festgestellten Erscheinungen sind folgende: 1. Selbstständige Bewegung, sowohl grobe Massenbewegung des Gesammtkörpers, der Glieder, der Eingeweide, als auch Bewegungen kleinster, nur dem Microscop zugänglicher Körperelemente. 2. Wärmeproduction, vermöge welcher die Thiere im Allgemeinen wärmer sind als ihre Umgebung. 3. Electricitätserzeugung, bei den electri-

schen Fischen zu starken Wirkungen entwickelt, welche zu Angriff und Vertheidigung dienen; bei den übrigen Thieren nach Aussen fast unmerklich, d. h. nur durch feinere galvanometrische Hülfsmittel nachweisbar. 4. Lichterzeugung, nur bei gewissen Thierarten nachgewiesen, hier entweder an der ganzen Körperoberfläche oder nur in besonderen Leuchtorganen entwickelt. 5. Gesetzmässige Veränderungen der Körperform, sowohl im Grossen als in den kleinsten Theilen, besonders mächtig bei der Entstehung und Entwickelung des Thieres; hierzu gehören auch die morphologischen Processe der Bildung und Abgabe geformter Bestandtheile, aus welchen neue Thiere hervorgehen, d. h. die Fortpflanzung. 6. Veränderungen des Stoffbestandes, zunächst darin sich kundgebend, dass das Thier beständig Stoffe aufnimmt, und Stoffe aus seinem Körper abgiebt; eine Vergleichung der letzteren mit den ersteren lehrt, dass beide chemisch verschieden sind, d. h. dass im thierischen Körper beständig chemische Processe stattfinden, und weiter dass der wesentliche Character derselben Oxydation ist.

Ausser diesen Vorgängen, welche Alles umfassen, was am Thiere selbst festgestellt werden kann, lehrt eine umfassendere Beobachtung seiner Beziehungen zur Aussenwelt, dass diese in mächtigster und unmittelbarster Weise die thierischen Vorgänge beeinflusst. Fast jede Einwirkung der Aussenwelt wird durch eine Reaction in den Verrichtungen des Thieres beantwortet, besonders durch reactive Bewegungen. An uns selbst beobachten wir ferner, dass viele Einwirkungen der Aussenwelt durch Empfindungen zu unserem Bewusstsein kommen, eine Erinnerung zurücklassen, und in willkürlichen Bewegungen ein deutlicher Einfluss der Empfindungen und Erinnerungen erkennbar ist, die seelischen Vorgänge also in vielen Fällen ein Zwischenglied in der Reaction auf die Aussenwelt bilden, während andere Reactionen ohne Empfindung und ohne Willen sich vollziehen.

Aufgabe der Physiologie ist nicht allein die Feststellung, sondern auch die Erklärung der Erscheinungen des Lebens. Je nach dem Stande der allgemeineren Naturwissenschaften wird das Ziel der Erklärungsbemühungen, d. h. die Befriedigung des Causalitätsbedürfnisses, verschieden aufgefasst werden.

Bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein galt Vielen eine Lebenserscheinung genügend erklärt, wenn sie als Aeusserung der sogenannten Lebenskraft hingestellt war; so bezeichnete man eine Summe

von Gesetzmässigkeiten, welche nur in lebenden Wesen gültig sein sollten, und gelegentlich mit den Gesetzen der unorganischen Natur in Widerspruch stehen konnten. Wenn aber neben der Physik der unbelebten Natur gleichsam eine Metaphysik der belebten existirte, so konnte die Hoffnung, in letztere einzudringen, nur äusserst gering sein, weil jeder experimentelle Eingriff die Lebensäusserung zu gefährden und also aus dem zu erforschenden Gebiete der Lebenskraft unvermerkt in das ganz heterogene der unorganischen Physik überzuführen drohte. So galt denn die Erforschung der Lebenskraft als unnahbar, und Viele beschränkten sich auf die Aufzählung ihrer Aeusserungen, d. h. eben der Lebenserscheinungen.

Dieser forschungslähmende Standpunct wurde allgemein um so mehr aufgegeben, je mehr es glückte, Lebenserscheinungen als nothwendige und gesetzliche Folge aus gegebenen physicalischen und chemischen Bedingungen zu erkennen. Am frühesten gelang dies bei solchen Vorgängen, in welchen nur die Wirkungen der Leistungen von Organen, z. B. der Contraction von Muskeln, der Leitung von Nerven, der Absonderung von Drüsen, zu verfolgen waren, ohne diese Leistungen selbst zu erklären. Der erste grosse Schritt vorwärts war die Entdeckung des Blutkreislaufs durch Harvey, es folgte die Erklärung der Locomotion, der Athmung, der Verdauung, der Stimmbildung u. s. w. in ihren hauptsächlichen Erscheinungen. Das strengste physicalische Denken war hier vereinbar mit durchaus vitalistischen Anschauungen über die Leistungen der Elementarorgane selbst.

Erst in unserem Jahrhundert begann auch über die letzteren schärfere Betrachtung Platz zu greifen, in Folge einer Reihe glücklicher Untersuchungen über die Physik und Chemie einzelner Organe, vor Allem aber durch die Erkenntniss des wichtigen Naturprincips von der Erhaltung der Energie, welchem gleich bei der ersten Begründung eine ganz allgemeine Gültigkeit auch für die belebten Wesen vindicirt wurde. Grade in der thierischen Wärmebildung wurde zuerst das Resultat der im thierischen Körper erfolgenden Verbrennungsprocesse und die Wiedergewinnung derjenigen Arbeitsgrösse erkannt, welche die Sonne verrichtet hatte, als sie in der Pflanze durch Zerlegung unorganischer Producte verbrennliche organische Substanzen und Sauerstoff schuf. Von nun ab entstand die Aufgabe, für alle thierischen Arbeiten die Quelle in solchen chemischen Umsetzungen zu suchen, bei welchen Spannkraft, d. h. aufgesammelte Arbeit, wieder in Arbeit verwandelt wird, sei es durch wirkliche Verbrennung,

sei es durch Atomumlagerung, bei welcher stärkere Affinitäten als vorher gesättigt werden. Hierdurch gewann, zugleich mit der Aussicht auf Verständniss der thierischen Leistungen, auch die chemische Zergliederung des Organismus eine tiefere Bedeutung, und die Physiologie betrachtete es fortan als ihre Aufgabe, die Lebensvorgänge auf physicalische und chemische Vorgänge in den kleinsten Theilchen zurückzuführen.

Von dieser Aufgabe ist freilich erst ein sehr kleiner Theil wirklich gelöst. Vor Allem ist man noch nirgends weiter gekommen als bis zu dem Nachweis, dass in der That die Summe der Arbeiten des Organismus oder eines Theiles desselben, in ihrem Wärmeäquivalent ausgedrückt gleich ist derjenigen Wärmemenge, welche die stattfindenden chemischen Umsetzungen entwickeln können. Wovon es aber abhängt, ob die auftretende Arbeit die Form von Wärme, Electricität, Massenbewegung oder Licht annimmt, ist noch bei keinem einzigen Organe klar geworden, und ist auch auf unorganischem Gebiete noch nirgends aufgeklärt. Trotzdem trägt man sich mit der Hoffnung, dass auch diese Fragen, sowie die noch gänzlich unverständlichen Erscheinungen der organischen Gestaltung, des Wachsthums, der Fortpflanzung sich als nothwendige Consequenzen allgemein gültiger Naturgesetze erklären lassen werden; keineswegs aber kann es als sicher oder auch nur wahrscheinlich betrachtet werden, dass die bis jetzt bekannten Naturgesetze zur Erklärung des Lebens ausreichen. Die wesentliche Errungenschaft unsrer jetzigen Naturanschauung liegt eben nur darin, dass Niemand mehr bezweifelt, dass Naturgesetze auch auf dem Gebiete des Lebens keine Ausnahme erleiden, sondern nur Eine Gesetzmässigkeit sich über alle Erscheinungsgebiete der Materie erstreckt.

Die Einwirkungen der Aussenwelt, welche oben angeführt sind, beruhen auf der in den thierischen Organen sehr verbreiteten Eigenschaft der Reizbarkeit; sie besteht darin, Einwirkungen gewisser Art, welche man Reize nennt, mit einer vorübergehenden Veränderung, im Allgemeinen einer Arbeitsleistung, zu beantworten, welche Erregung heisst. Die Arbeit der Erregung ist keinesweges äquivalent der Arbeit des Reizes, sondern letzterer wirkt nur auslösend auf ein Quantum von Spannkräften, dessen Grösse von den verschiedensten Umständen abhängt, grade wie derselbe Funke ein kleines und ein grosses Pulverquantum zur Explosion bringen, und ein Wort eine einzelne Person und eine ganze Armee zum Handeln veranlassen kann. Ein besonderer Apparatencomplex des Organismus, das Ner-

vensystem, ist dazu bestimmt, Reize der Aussenwelt mittels der Sinnesorgane aufzunehmen und die Reactionen des Organismus zu vermitteln. An das Nervensystem sind auch die seelischen Vorgänge geknüpft, von deren Bedeutung für die thierische Reaction schon die Rede war. Diese Vorgänge selbst sind der der Erforschung unzugänglichste Theil des thierischen Lebens, da sie in den übrigen Naturerscheinungen keinerlei Analogie haben, und keiner naturwissenschaftlichen Definition fähig sind. Wären sie nicht integrirende Glieder im Causalzusammenhang der thierischen Reaction, so könnte man versucht sein, sie ganz aus dem Gebiete der physiologischen Forschung zu streichen. So aber wird man stets mit der transscendenten Frage zu thun haben, wie Vorgänge, die wir schlechterdings nicht unter den sonst alles Geschehen umfassenden Begriff der Bewegung kleinster Theilchen unterordnen können, dennoch als Glieder in die Verkettung solcher Bewegung einzugreifen vermögen, oder man muss den nur scheinbar befriedigenden Ausweg wählen, die Seelenvorgänge als einen unwirksamen und gleichgültigen Begleiter der materiellen Vorgänge zu betrachten, welche sich ohne dieselben ebensogut abspielen müssten. So lange wir aber noch ungemein weit entfernt sind, den Causalzusammenhang der Reactionsvorgänge bis an die Grenze des Psychischen zu verfolgen, ist es verfrüht, die Aussichten für die Lösung dieser Fragen zu discutiren, und wenn man dieselben als absolut Null bezeichnet, so kann dies, da es nicht mit mathematischer Sicherheit geschehen kann, nur als ein nützlicher Wink gegen vorzeitige aussichtslose Speculation gebilligt werden.

Die anatomischen Einrichtungen sowohl, als die Verrichtungen aller Theile des Organismus machen auf jeden unbefangenen Betrachter den Eindruck höchster Zweckmässigkeit für die Erhaltung des Individuums und seiner Art; selbst in den Reactionen des Thieres auf die Aussenwelt, und auch da wo psychische Processe mitspielen, zeigt sich im Allgemeinen eine Zweckmässigkeit im genannten Sinne. Durch einen höchst glücklichen Gedanken Charles Darwin's ist diese Zweckmässigkeit ihres transscendentalen Characters entkleidet und auf ein Gesetz zurückgeführt worden, welches seinerseits freilich gänzlich unerklärt ist, aber doch in das Forschungsgebiet der Physiologie hineingehört. Dies ist das Gesetz der Vererbung, nach welchem in der Nachkommenschaft alle Eigenschaften des Erzeugers sich bis in die kleinsten Details, jedoch mit einer gewissen quantitativen Schwankungsbreite, wiederholen. Jede durch diese Schwankungen zufällig bei

einem Individuum hervorgerufene Variation von Form oder Verrichtung setzt gleichsam einen neuen Mittelpunct für die Schwankungsbreite seiner Nachkommenschaft. In jeder Generation werden aber gewisse Eigenschaften ihren Besitzern Vortheile für die Erhaltung oder Fortpflanzung, und andre wieder Nachtheile bringen, so dass jede vortheilhafte Variation mehr Chance hat, auf eine grosse Zahl von Individuen vererbt zu werden, und nach dem gleichen Princip sich durch die Verschiebung des Schwankungsmittelpunctes weiter zu entwickeln. So unmerklich diese Einwirkung in einer kleineren Zahl von Generationen sein mag, so unwiderstehlich mächtig wird sich ihr Einfluss in ungeheuren Zeiträumen geltend machen, er wird die Form und Eigenschaften nach den verschiedensten Richtungen gänzlich verändern können, und stets Geschöpfe hervorbringen, welche bis in die feinsten Details den gegebenen Umständen angepasst, d. h. zweckmässig organisirt sind.

Da die Vorgänge des thierischen Körpers auf das Mannigfachste ineinandergreifen, und eigentlich kein einziges Gebiet vollständig erörtert werden kann, ohne vieles aus anderen Gebieten als bekannt vorauszusetzen, ist es unmöglich einen streng systematischen Gang bei der Darstellung der Physiologie innezuhalten, und die Reihenfolge der Abschnitte fast gleichgültig. Einige Vorzüge schien es zu haben, mit solchen Vorgängen zu beginnen, welche allen organisirten Wesen gemeinsam sind, d. h. mit den chemischen Processen oder der Ernährung. Schreitet man zu immer specieller thierischen Leistungen vor, so folgen zunächst die eigentlichen Arbeiten des Thieres, die selbstständige Wärmebildung, Bewegung etc., von welchen die Pflanzen nur schwache Analogien zeigen; dann die specifisch thierischen Auslösungsprocesse, d. h. die Lehre vom Nervensystem im weitesten Sinne (mit Einschluss der Sinnesorgane). Ein letzter Abschnitt, die Lehre von der Fortpflanzung und zeitlichen Veränderung des Körpers vom Anfang bis zum Tode, ist rein morphologischer Natur, und könnte wegen seines ganz heterogenen Inhaltes füglich auch von der Physiologie abgetrennt und den descriptiven Fächern, besonders der Anatomie, zugewiesen werden.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel des Organismus.

Einleitung.

Chemische Bestandtheile des menschlichen Körpers.

A. Elemente.

Folgende Elemente setzen den menschlichen Körper zusammen: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Fluor, Kiesel; — Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Mangan.

Als inconstante und höchst wahrscheinlich unwesentliche Bestandtheile finden sich noch Kupfer und Blei. Vermuthlich finden sich auch andere, in geringen Mengen überall verbreitete Metalle spurweise im Körper; nachgewiesen ist z. B. Lithium.

Nur wenige dieser Elemente sind in freiem Zustande*) im Organismus vorhanden, nämlich:

1. *Sauerstoff* O_2 O=O, wird in freiem Zustande in den Körper aufgenommen und zu den Oxydationsprocessen des Organismus verwandt. Er findet sich in vielen Körperflüssigkeiten, theils einfach gelöst, theils in lockerer chemischer Bindung.

2. *Ozon* O_3 –O–O–O– oder O/\O–O. Diese activere Sauerstoffmodification lässt sich im Blute, wenigstens unter gewissen Umständen, nachweisen, und spielt möglicherweise in den Geweben bei den Oxydationsprocessen eine Rolle.

3. *Stickstoff* N_2 N≡N wird gasförmig aus der Atmosphäre aufgenommen und findet sich in Folge dessen in den Körperflüssigkeiten

*) Man erinnere sich übrigens, dass auch die sog. freien Elemente in Wirklichkeit Verbindungen mehrerer gleichnamiger Atome sind, z. B. Sauerstoff O_2, Ozon O_3, Stickstoff N_2.

gelöst. Ausserdem wird er nach Einigen bei der Oxydation stickstoffhaltiger organischer Verbindungen frei, und in diesem Zustande ausgeschieden.

4. *Wasserstoffgas* H_2 kommt im Darmcanal als Zersetzungsproduct unbekannten Ursprungs, vielleicht von Buttersäuregährung herrührend, vor.

B. Chemische Verbindungen.

Von den im Organismus vorkommenden Verbindungen gehört die grosse Mehrzahl zu den organischen oder kohlenstoffhaltigen, und auf der Oxydirbarkeit derselben beruhen, wie in der Einleitung erwähnt ist, im Wesentlichen die Arbeitsleistungen des Thieres. Die Endproducte der thierischen Verbrennung sind zum Theil unorganische Substanzen, wie Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, zum Theil aber führt die Verbrennung nicht zu den äussersten möglichen Producten, sondern die Stoffe verlassen den Organismus in noch organischen, wenn auch sehr einfachen Atomgruppen, wie Oxalsäure, Harnstoff.

Von den zahlreichen aus den thierischen Geweben und Flüssigkeiten isolirten organischen Verbindungen sind diejenigen am besten bekannt, welche den Endproducten der thierischen Oxydation am nächsten stehen; diese sind grossentheils krystallisirbar, was ihre Reingewinnung sehr erleichtert, und vermöge ihres einfacheren chemischen Baues auch theilweise synthetisch herstellbar, und in ihrer Constitution gut bekannt. Man erkennt leicht, dass die Oxydation mit einem Zerfall complicirterer Molecüle verbunden ist, und zu immer einfacheren Producten, schliesslich sogar zu unorganischen führt. Dagegen sind diejenigen Verbindungen, an welche die Lebensprocesse am unmittelbarsten geknüpft sind, von so verwickelter Zusammensetzung, dass sie, selbst wenn ihre Reindarstellung gelingt, zu unübersehbar complicirten Formeln führen, welche keine Vermuthungen über die Constitution zulassen. Mit der Complicirtheit der Zusammensetzung wächst auch die Anzahl verwandter, isomerer, oder nahezu gleich zusammengesetzter Glieder einer Gruppe, welche sich nur schwer von einander trennen und nur durch unsichere Kennzeichen unterscheiden lassen. Noch schlimmer ist es, dass viele dieser Substanzen so ungemein unbeständig sind, dass sie schon unter der Einwirkung der zu ihrer Isolirung disponiblen Methoden sich zersetzen, so dass gerade die wichtigsten Verbindungen der lebenden Gewebe vor der Hand noch jeder Darstellungsmethode spotten und gänzlich unbekannt sind.

So ist es auch keineswegs erwiesen oder wahrscheinlich, dass

jeder Schritt in den chemischen Umsetzungen des Organismus in Oxydation besteht, wenn auch der Vergleich der aufgenommenen und der ausgeworfenen Stoffe diesen Process als den vorherrschenden im Thiere kennzeichnet. Im Einzelnen kommen vielfach nicht oxydative Spaltungen, besonders solche mit Wasseraufnahme (von mir als „hydrolytische“ bezeichnet) vor, und andrerseits ist erwiesen, dass sich grade die wesentlichsten Gewebsbestandtheile aus Bestandtheilen der Nahrung erst durch Synthesen aufbauen. Freilich sind die thierischen Synthesen, soweit bekannt, nur sog. „hydrolytische“, d. h. Aneinanderlegung von Molecülen unter Wasseraustritt, während die Pflanze Synthesen complicirter organischer Verbindungen aus Elementen oder unorganischen Verbindungen auszuführen vermag. Manche bezeichnen die chemischen Uebergänge aus den Nahrungsstoffen zu den eigentlichen Gewebsbildnern als „Assimilation“ oder „progressive Metamorphose“, die Uebergänge aus den Gewebsbildnern zu den Endproducten des Stoffwechsels als „regressive Metamorphose“. Bei ersterer scheint die Synthese, bei letzterer die Spaltung und Oxydation zu überwiegen.

Die unorganischen Verbindungen, welche der Körper aufnimmt, durchlaufen den Organismus im Wesentlichen ohne Wechsel ihrer Atomgruppirung. Die hauptsächlichste derselben, das Wasser, dient als allgemeines Lösungsmittel im Körper, bildet der Masse nach den Hauptbestandtheil sämmtlicher Organe, mit Ausnahme der Knochen, und wird beständig in grossen Mengen aufgenommen und ausgeschieden, ein kleiner Theil auch im Körper selbst gebildet (s. oben). Unorganische Salze kommen ebenfalls in allen Körpertheilen vor, aber (mit Ausnahme der Knochen, die grösstentheils aus Salzen bestehen) nur in geringer Menge; bei der Verbrennung von Körpertheilen bleiben sie als „Asche“ zurück. Ihre Bedeutung im Organismus ist nur zum kleinen Theile aufgeklärt. Grossentheils scheinen sie nicht einfach gelöst zu sein, sondern mit complicirteren (organischen) Körperbestandtheilen noch unbekannte chemische Verbindungen zu bilden. Nur so ist es verständlich, dass ihre Menge in sehr constanten Verhältnissen zu der anderer Substanzen steht, z. B. in den Knochen, und dass die Löslichkeit und Beschaffenheit gewisser Körper, z. B. der Eiweisskörper, sehr von den gleichzeitig vorhandenen Salzen abhängt. Die Kenntniss der im Organismus wirklich vorkommenden Salze ist übrigens noch höchst unvollkommen, da einmal die chemische Analyse der Aschen nur die darin vorhandenen Säuren und Metalle, nicht aber deren Verbindungen als Salze kennen lehrt, und zweitens die Säuren,

die sich in der Asche finden, wie Phosphorsäure, Kohlensäure, zu einem Theil durch die Veraschung selbst entstanden sein können.

Unter den in den Auswurfsstoffen des Körpers vorkommenden Salzen finden sich auch solche, welche nicht mit der Nahrung aufgenommen, sondern erst im Organismus entstanden sind. Es sind dies namentlich kohlensaure, schwefelsaure, phosphorsaure Salze.

Folgende chemische Verbindungen kommen im Körper vor:

1. Wasser H_2O H—O—H ist, wie schon bemerkt, als allgemeines Lösungsmittel ein Hauptbestandtheil sämmtlicher Säfte und Gewebe (etwa 70 pCt. des ganzen Körpers). Es wird in grossen Mengen fortwährend mit der Nahrung aufgenommen und aus dem Körper ausgeschieden; kleinere Mengen bilden sich im Organismus durch Oxydation des Wasserstoffs organischer Verbindungen.

Wasserstoffsuperoxyd HO H—O— oder H_2O_2 H—O—O—H soll nach Einigen im Organismus vorkommen und bei der thierischen Oxydation eine Rolle spielen.

2. Unorganische (C-freie) Säuren und deren Salze.*)

1) *Chlorwasserstoffsäure* HCl Cl—H* kommt frei im Magensaft vor. Ihre Salze (Chloride) sind im Körper sehr verbreitet, namentlich Chlornatrium, Chlorcalcium.

2) *Schwefelsäure* SO_4H_2 H*—O—S(O—O)—O—H* kommt in Salzen (neutrales schwefelsaures Natron, schwefelsaurer Kalk), ferner in complicirteren Verbindungen (vgl. unten: Taurin, Eiweisskörper) vielfach im Organismus vor.

Das saure Secret einer Schneckenart (Dolium galea) enthält freie Schwefelsäure.

3) *Phosphorsäure* (gewöhnliche, 3 basische oder c-Phosphorsäure) PO_4H_3 H*—O—P(=O)(—O—H*)—O—H* kommt in Salzen (neutrales und saures phosphorsaures Kali und Natron, basisch phosphorsaurer Kalk, basisch phosphorsaure Magnesia, phosphorsaure Ammoniakmagnesia, PO_4MgNH_4) und ferner in complicirteren Verbindungen (vgl. unten, Glycerinphosphorsäure, Lecithin) vielfach im Körper vor.

4) *Kieselsäure* SiO_2 O=Si=O ist in einigen Geweben des Körpers,

*) In den folgenden Modellen sind die durch Metall vertretbaren H-Atome der Säuren durch ein beigefügtes * bezeichnet; je nach der Zahl derselben sind die Säuren 1-, 2- oder mehrbasisch.

vielleicht nur als zufälliger Bestandtheil durch Einathmen von Sandstaub, gefunden worden.

3. Kohlenwasserstoffe.

1) *Methan* (Grubengas) CH_4 H—C(H)(H)—H bildet sich durch gewisse Gährungsprocesse im Inhalt des Digestionsapparates.

2) *Benzol* C_6H_6 kommt als solches nicht im Organismus vor, ist aber die Grundsubstanz der sogenannten aromatischen Verbindungen, deren der Organismus eine grosse Zahl enthält. Constitution: H—C ring (HC=CH, H—C, C—H, HC—CH)

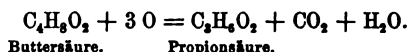
4. Organische (C-haltige) Säuren.

1) *Fettsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$. Die Reihe der bis jetzt bekannten Fettsäuren lautet:

Ameisensäure	CH_2O_2	H—C(=O)—O—H
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	H—C(H)(H)—C(=O)—O—H
Propionsäure	$C_3H_6O_2$	H—C(H)(H)—C(H)(H)—C(=O)—O—H
Buttersäure	$C_4H_8O_2$	H—C(H)(H)—C(H)(H)—C(H)(H)—C(=O)—O—H
Baldriansäure	$C_5H_{10}O_2$	
Capronsäure	$C_6H_{12}O_2$	
Oenanthylsäure	$C_7H_{14}O_2$	
Caprylsäure	$C_8H_{16}O_2$	
Pelargonsäure	$C_9H_{18}O_2$	
Caprinsäure	$C_{10}H_{20}O_2$	
Laurostearinsäure	$C_{12}H_{24}O_2$	
Myristinsäure	$C_{14}H_{28}O_2$	
Palmitinsäure	$C_{16}H_{32}O_2$	
Margarinsäure	$C_{17}H_{34}O_2$	
Stearinsäure	$C_{18}H_{36}O_2$	
Arachinsäure	$C_{20}H_{40}O_2$	

Diese 1basischen Säuren bilden eine homologe Reihe; ihr Siedepunct nimmt mit jedem eintretenden CH_2 um 19° ab; die C-ärmeren sind flüssig und flüchtig, die

C-reicheren fest und nichtflüchtig. Aus den letzteren entstehen die ersteren, indem CH_2 durch Oxydation (Bildung von CO_2 und H_2O) herausgenommen wird, z. B.



$$C_4H_8O_2 + 3\,O = C_3H_6O_2 + CO_2 + H_2O.$$

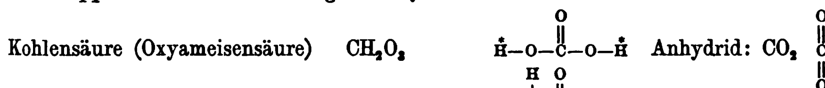
Buttersäure. Propionsäure.

Freie flüchtige Fettsäuren findet man häufig bei der Analyse von Körperbestandtheilen; indess ist ihr Vorkommen während des Lebens nicht festgestellt; die festen Fettsäuren kommen krystallisirt zuweilen in früher fetthaltig gewesenem Zellinhalte vor. Alkalisalze der Fettsäuren (Seifen, in Wasser löslich), ferner Amidverbindungen (vgl. unten, Glycin, Leucin), und vor allem gewisse ätherartige Verbindungen derselben (s. unten, neutrale Fette) kommen in sehr vielen Körperbestandtheilen vor; ausserdem sind sie in gewissen noch complicirteren Verbindungen (vgl. Lecithin) als constituirende Elemente vorhanden.

2) *Glycolsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_3$.

Die Glycolsäuren entstehen durch Oxydation aus den Fettsäuren, indem ein mit C verbundenes H-Atom durch OH ersetzt wird; auch in diesem OH ist H durch Metall vertretbar, so dass diese Säuren 2basisch sind. Aus denjenigen Fettsäuren, welche mehr als 2 C-Atome enthalten (also von der Propionsäure ab) können mehrere isomere Glycolsäuren entstehen, je nach dem C-Atom, in welches die zweite OH-Gruppe eintritt. Die wichtigeren Glycolsäuren sind:

Kohlensäure (Oxyameisensäure) CH_2O_3



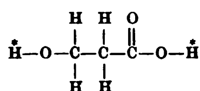
Anhydrid: CO_2

Glycolsäure (Oxyessigsäure) $C_2H_4O_3$

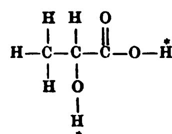


Milchsäure (Oxypropionsäure): $C_3H_6O_3$ in zwei Isomeren:

Aethylenmilchsäure



Aethylidenmilchsäure



Butlactinsäure (Oxybuttersäure) $C_4H_8O_3$
Valerolactinsäure (Oxybaldriansäure) $C_5H_{10}O_3$
Leucinsäure (Oxycapronsäure) $C_6H_{12}O_3$

Von diesen Säuren kommt im Organismus vor:

Kohlensäure, als Anhydrid und in Salzen und Amiden (Harnstoff etc.), das hauptsächlichste Product der thierischen Oxydation. Die wichtigsten Salze sind: einfach und doppeltkohlensaures Natron (CO_3Na_2 und CO_3NaH), kohlensaurer Kalk (CO_3Ca) und kohlensaure Magnesia (CO_3Mg).

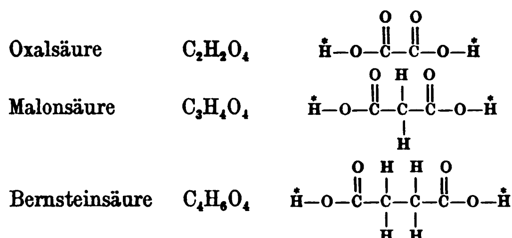
Aethylidenmilchsäure in zwei Modificationen: eine optisch inactive (Gährungsmilchsäure) in der sauren Milch, und eine die Polarisationsebene nach rechts drehende (Fleischmilchsäure) im Muskel.

Aethylenmilchsäure in sehr geringer Menge neben der vorigen im Muskel.

Die Glycolsäure und Leucinsäure gewinnt man aus den entsprechenden Amidosäuren (Glycin und Leucin, s. unten) durch Behandeln mit salpetriger Säure.

3) *Oxalsäuren,* allgemeine Formel $C_nH_{2n-2}O_4$.

Die Oxalsäuren sind 2basische Säuren, welche durch Oxydation der Fettsäuren oder Glycolsäuren (mit Austritt von H_2O) entstehen. Die hier in Betracht kommenden Glieder der Reihe sind:

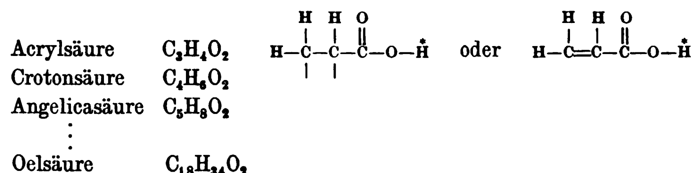


Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	H—O—C(=O)—C(=O)—O—H
Malonsäure	$C_3H_4O_4$	H—O—C(=O)—CH₂—C(=O)—O—H
Bernsteinsäure	$C_4H_6O_4$	H—O—C(=O)—CH₂—CH₂—C(=O)—O—H

Von diesen kommt normal nur die Oxalsäure, vielleicht auch die Bernsteinsäure, im Organismus in Form von Salzen vor; alle drei genannten aber in complicirteren Verbindungen (vgl. unten, Harnstoffe, Harnsäure u. s. w.).

4) *Oelsäuren,* allgemeine Formel $C_nH_{2n-2}O_2$.

Diese einbasischen Säuren entsprechen genau den Fettsäuren, in welchen jedoch 2 C-Affinitäten nicht (wenigstens nicht durch H) gesättigt wird. Einige Glieder dieser Reihe sind:



Acrylsäure	$C_3H_4O_2$	H—C—C—C(=O)—O—H oder H—C═C—C(=O)—O—H
Crotonsäure	$C_4H_6O_2$	
Angelicasäure	$C_5H_8O_2$	
⋮		
Oelsäure	$C_{18}H_{34}O_2$	

Nur die Oelsäure (Oleinsäure, Elainsäure) kommt im Körper vor und zwar in denselben Formen wie die Fettsäuren: als Seife, als neutrales Fett (Olein) und als Lecithin.

5) *Cholalsäuren.*

Es sind dies Säuren von noch unbekannter, jedenfalls complicirter Constitution. Sie sind im Wasser unlöslich, bilden leicht lösliche, seifenähnliche Alkalisalze, und zeigen eine gemeinsame characteristische (die Pettenkofer'sche) Reaction: Mit Zucker und concentrirter Schwefelsäure auf 60° erwärmt geben sie eine purpurviolette Färbung.

Sie kommen in der Galle und im Darminhalt aller Thiere, meist in complicirteren Verbindungen (gepaarte Gallensäuren, vgl. unten bei Glycin und Taurin) vor. Die hauptsächlichsten sind:

Cholalsäure	$C_{24}H_{40}O_5$			
	Anhydride derselben:		Choloidinsäure	$C_{24}H_{38}O_4$
			Dyslysin	$C_{24}H_{36}O_3$
Hyocholalsäure	$C_{25}H_{40}O_4$	(in der Schweinegalle)		
			Hyodyslysin	$C_{25}H_{38}O_3$
Chenocholalsäure	$C_{27}H_{44}O_4$	(in der Gänsegalle)		
Guanogallensäure	?	(im Guano)		
Lithofellinsäure	$C_{20}H_{36}O_4$	(in Bezoaren).		

6) *Aromatische Säuren.* Säuren, in welchen die sehr beständige Atomgruppe Benzol (s. oben) enthalten ist, indem sie, durch Wegnahme eines H-Atoms einwerthig geworden, als sog. Phenyl (C_6H_5) ein H-Atom vertritt.

Einige aromatische Säuren von physiologischem Interesse sind:

Benzoësäure (Phenyl-Ameisensäure)	$C_6H_5.CO.OH$
Salicylsäure (Oxyphenyl-Ameisensäure)	$C_6H_4(OH).CO.OH$
Anissäure (Methyloxyphenyl-Ameisensäure)	$C_6H_4(O.CH_3).CO.OH$

Diese Säuren kommen im Organismus an sich nicht regelmässig vor, jedoch durchwandern sie denselben häufig in Folge ihres Vorkommens in pflanzlicher Nahrung und gehen dann im Organismus eigenthümliche Verbindungen ein (vgl. unten, Hippursäure).

5. Alkohole.

Die Alkohole (Kohlenwasserstoffe, in welchen H-Atome durch OH substituirt sind) umfassen sehr heterogene Substanzen.

1) *Cholesterin* $C_{26}H_{43}(OH)$, ein einatomiger Alkohol unbekannter Constitution, kommt sehr verbreitet im Organismus vor, besonders in den Nervensubstanzen, der Galle und den Blutkörperchen.

Das Cholesterin ist in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol löslich, es krystallisirt aus letzterem in rhombischen Tafeln, die sich mit Schwefelsäure und Jod blau färben.

2) *Glycerin,* $C_3H_5(OH)_3$, ein dreiatomiger Alkohol (Schema p. 17) kommt wahrscheinlich nur in Form von Aetherarten im Körper vor (s. unten).

3) *Phenol* (syn. Phenylsäure, Carbolsäure, Oxybenzol, $C_6H_5(OH)$) und

4) *Brenzcatechin* (Dioxybenzol, $C_6H_4(OH)_2$), sind ebenfalls nur in complicirteren Verbindungen, und zwar im Harn enthalten.

5) *Zuckerarten,* sind als vielatomige Alkohole von unbekannter Substitution zu betrachten.

Die Zuckerarten sind leicht lösliche, süssschmeckende, krystallisirbare Körper, deren Lösungen die Polarisationsebene drehen, und die durch ihre leichte

Oxydirbarkeit viele Metalloxyde zu Oxydulen oder Metallen reduciren. Sie zerfallen unter der Einwirkung von gewissen Organismen (Hefezellen) und anderen sog. Fermenten unter Wärmeentwicklung in einfachere Verbindungen (Gährungsprocesse). Folgende Zuckerarten kommen im Organismus vor:

Traubenzucker $C_6H_{12}O_6$ (syn. Stärkezucker, Krümelzucker, Harnzucker, Leberzucker), kommt spurweise im Blute, in der Leber, in den Muskeln und im Harne vor. In pathologischen Zuständen kann er massenhaft auftreten. Ausserdem ist dieser Atomcomplex in vielen complicirteren Körperbestandtheilen vorhanden (s. unten). Er dreht die Polarisations-Ebene nach rechts.

Gährungen: a. Zerfall in Alkohol und Kohlensäure ($C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$) bei Gegenwart von Hefe; b. Zerfall in Milchsäure ($C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3$) bei Gegenwart von sich zersetzenden Eiweisskörpern; die Milchsäure zerfällt unter der gleichen Bedingung in alkalischer Lösung weiter zu Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoffgas ($2\,C_3H_6O_3 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$).

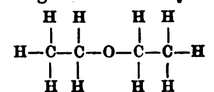
Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11}$, Bestandtheil der Milch, ebenfalls rechtsdrehend. Dieser Zucker ist direct nur der Milchsäuregährung fähig, wird aber durch Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in eine der alkoholischen Gährung fähige Zuckerart (Lactose) verwandelt.

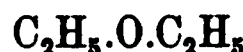
Inosit $C_6H_{12}O_6$, Bestandtheil der Muskeln und einiger andern Gewebe, nicht drehend, ebenfalls der Milchsäuregährung fähig.

Die Zuckerarten und deren Anhydride (s. unten) werden gewöhnlich unter dem Namen „Kohlehydrate" zusammengefasst, welcher nur ausdrückt, dass sie H und O in dem Mengenverhältniss wie sie im Wasser vorkommen enthalten.

6. Aetherarten und Anhydride.

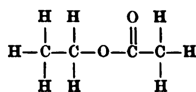
Wenn Alkoholradicale oder Säureradicale oder Alkohol- und Säureradicale durch Sauerstoffatome zusammengehalten werden, so entstehen Aether; sind mehrere gleiche Radicale auf diese Weise untereinander verbunden, so nennt man die Verbindungen auch Anhydride. Z. B.





$C_2H_5.O.C_2H_5$

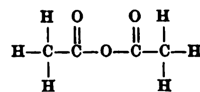
Aethyläthyläther (gewöhnlicher Aether oder Alkoholanhydrid).

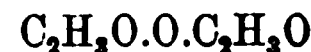




$C_2H_5.O.C_2H_3O$

Acetyläthyläther (Essigäther).

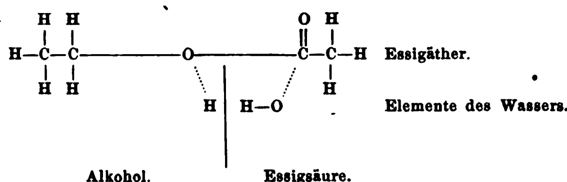




$C_2H_3O.O.C_2H_3O$

Acetylacetyläther (Essigsäureanhydrid).

Die Aetherarten und Anhydride entstehen aus den Alkoholen und Säuren durch Austritt von H_2O und gehen umgekehrt durch Aufnahme von H_2O wieder in diese über. Der erstere Process ist eine Synthese, der zweite eine Spaltung; beide Processe kann man zum Unterschied von anderen Synthesen und Spaltungen als hydrolytische bezeichnen. Die Rolle, welche das Wasser dabei spielt, erhellt aus folgendem Schema; man sieht wie durch Eintritt der Wasseratome in



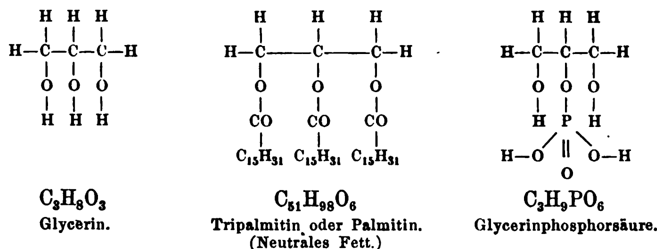
der angedeuteten Weise die Spaltung in Alkohol und Essigsäure erfolgt. Die hydrolytischen Spaltungen werden zuweilen durch blosse Berührung mit Wasser, in andern Fällen durch Erhitzung mit Wasser (zuweilen erst über 100°, „Ueberhitzen") oder durch Kochen mit Wasser und Mineralsäuren, endlich schon bei mässiger Temperatur durch gewisse („hydrolytische") Fermente (s. unten) bewirkt. Im Organismus kommen folgende Aether und Anhydride vor:

1) *Glycerinäther.*

a. Die *neutralen Fette* (Schema s. unten) sind dreifache Aether des 3atomigen Alkohols Glycerin mit den Fettsäuren und der Oelsäure. Thierische Fette sind: Olein, Stearin, Margarin, Palmitin; ausserdem in der Milch (Butterfette) Myristin, Caprinin, Caprylin, Capronin, Butyrin.

Von den neutralen Fetten sind die C-ärmeren und das Olein bei gewöhnlicher Temperatur flüssig (ölig), die übrigen schmelzbar; in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol leicht löslich; flüssig machen sie Papier durchscheinend (Fettflecken); durch colloide Substanzen lassen sie sich in Wasser in feinen Tropfen vertheilen, wobei die Flüssigkeit weiss und undurchsichtig wird (Emulsion). Durch hydrolytische Fermente oder durch Ueberhitzen mit Wasser (s. oben) werden sie unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und freie Fettsäure, welche letztere, wenn sie zu den flüchtigen gehört, den „ranzigen" Geruch bewirkt. Durch Alkalien werden die Fette ebenso zersetzt, indem sich fettsaure Alkalien (Seifen) bilden, in Wasser löslich; diese Lösungen lösen Fette.

b. Den neutralen Fetten schliesst sich noch ein anderer, aber saurer Glycerinäther an, die Glycerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$ d. h. eine Vereinigung von Glycerin mit Phosphorsäure unter Austritt vom 1 Mol. H_2O.



$C_3H_8O_3$ Glycerin. $C_{51}H_{98}O_6$ Tripalmitin oder Palmitin. (Neutrales Fett.) $C_3H_9PO_6$ Glycerinphosphorsäure.

Die Glycerinphosphorsäure ist ein Zersetzungsproduct des Lecithins (s. unten).

2) Im Walrath (aus den Schädelhöhlen einiger Wale) kommen einatomige Aether der Fettsäuren mit dem Cetylalkohol (Aethal) $C_{16}H_{33}.OH$ vor, namentlich *Palmitinsäure-Cetyläther* $C_{16}H_{33}.O.C_{16}H_{31}O$.

3) *Zuckeranhydride.* Im Pflanzenreich sind gewisse Substanzen sehr ver-

breitet, welche durch hydrolytische Einflüsse (s. oben: Kochen mit verdünnten Säuren, Einwirkung gewisser Fermente) sich unter Wasseraufnahme in Zucker verwandeln, also als Anhydride des Zuckers zu betrachten sind. Die Hauptvertreter derselben sind: Gummi $C_{12}H_{22}O_{11}$, Stärke $C_6H_{10}O_5$, Cellulose $C_6H_{10}O_5$, und das Zwischenproduct zwischen Stärke und Zucker: Dextrin $C_6H_{10}O_5$. Die Formeln dieser Körper, welche sich anscheinend zu den Zuckerarten verhalten wie die Aether zu den Alkoholen, wären demnach zu vervielfachen (Stärke $C_{12}H_{20}O_{10}$ oder $C_{18}H_{30}O_{15}$ etc.); und ihre „Umwandlung" in Zucker wäre in Wirklichkeit eine Spaltung. Auch unter den Zuckerarten selbst ist vermuthlich der Milchzucker, der sich durch hydrolytische Einflüsse in eine dem Traubenzucker verwandte Zuckerart, die Lactose, verwandelt oder vielmehr spaltet, ein Aether der Lactose; ähnlich verhält sich anscheinend der Rohrzucker.

Andere, in den Pflanzen, einige auch in den Thieren vorkommende Körper, die Glucoside, sind Aether aus Zucker und anderen Atomgruppen, und spalten sich daher durch hydrolytische Einflüsse in diese und Traubenzucker.

Im thierischen Körper ist von eigentlichen Zuckeranhydriden nur nachgewiesen das

Glycogen $C_6H_{10}O_5$ (wahrscheinlich ein Vielfaches dieser Formel), Bestandtheil der Leber, der Muskeln und wie es scheint sämmtlicher embryonalen Organe, in Wasser mit Opalescenz löslich, dem Dextrin in der rothen Jodreaction und dem rechtsseitigen Drehungsvermögen am nächsten stehend, durch Säuren und Fermente leicht in Dextrin und Zucker übergehend.

Im Gehirn findet sich ausserdem eine der Stärke ähnliche, mit Jod sich bläuende Substanz.

7. Ammoniak und Ammoniakderivate.

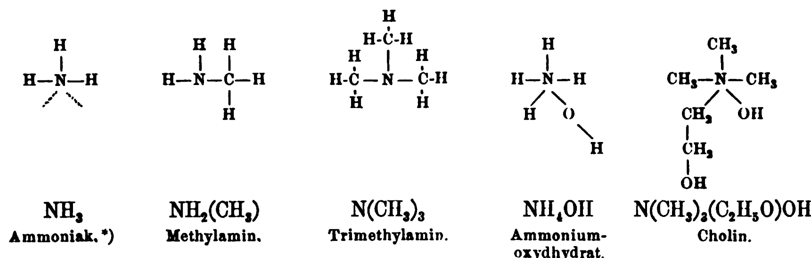
1) *Ammoniak* NH_3 und dessen Salze, die sogenannten Ammoniumsalze, kommen spurweise in vielen Körperbestandtheilen, z. B. im Blute, vor.

Das Ammoniak kann sich an der Bildung von Verbindungen betheiligen, indem es als 1werthige Gruppe $\overset{\prime}{N}H_2$ oder als 2werthige Gruppe $\overset{\prime\prime}{N}H$ 1 oder 2 Valenzen sättigt (1 oder 2 H vertritt), oder mit anderen Worten, indem die H-Atome des NH_3 durch andere Atomgruppen vertreten werden.

In die Gruppe der Ammoniakderivate gehören fast alle ihrer Zusammensetzung nach genauer bekannten stickstoffhaltigen Körperbestandtheile; dieselben gehen aus den Eiweisskörpern und deren Abkömmlingen hervor, in welchen also wahrscheinlich ebenfalls der Stickstoff in der Form des Ammoniaks vorhanden ist, zum Theil aber auch in der Form des Cyans, da einige stickstoffhaltige Substanzen auch Cyan enthalten (z. B. Harnsäure). Hier kommen in Betracht:

a. Amine,

Verbindungen in welchen H-Atome des Ammoniaks oder des Ammoniumoxydhydrats durch Kohlenwasserstoffgruppen ersetzt sind, z. B.



2) *Methylamin*, $NH_2(CH_3)$, und

3) *Trimethylamin*, $N(CH_3)_3$, kommen als Zersetzungsproducte des Cholins und Kreatins (s. unten) vor.

4) *Cholin* oder *Neurin*, $C_5H_{15}NO_2$, Trimethyl-Oxaethyl-Ammoniumoxydhydrat, ist ein Zersetzungsproduct des Lecithins (s. unten). Man erhält es synthetisch aus Glycol und Trimethylamin, was leicht aus dem obigen Schema des Cholins zu ersehen ist; denn wenn man die beiden durch die schrägen Striche mit dem N verbundenen Gruppen für sich vereinigt, so erhält man das Modell des Glycols und der Rest ist Trimethylamin. Als ein Salz des Cholins ist anzuführen das

Lecithin, $C_{44}H_{90}NPO_9$, Bestandtheil der Nervensubstanz, des Blutes, des Samens, des Eidotters, u. s. w., in welchen es zum Theil in complicirteren Verbindungen vorkommt.

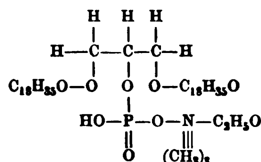
Beim Kochen mit Baryt liefert das Lecithin: Stearinsäure, Glycerinphosphorsäure und Cholin (s. oben):



$$C_{44}H_{90}NPO_9 + 3\,H_2O = 2\,C_{18}H_{36}O_2 + C_3H_9PO_6 + C_5H_{15}NO_2$$

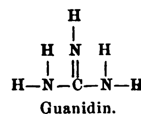
Lecithin. Stearinsäure. Glycerinphosphorsäure. Cholin.

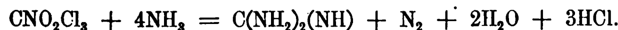
Man betrachtet es als Cholinsalz der Distearyl-Glycerinphosphorsäure, letztere ist ein Stearin, in welchem statt der dritten Stearinsäure ein Phosphorsäurerest am Glycerin haftet. Das Schema des Lecithin wäre hiernach abgekürzt folgendes:



Neben dem Distearinlecithin scheint auch ein Dioleinlecithin, ein Olein-Palmitin-Lecithin u. s. w. vorzukommen.

5) *Guanidin*, Biamido-Imido-Kohlenstoff, $C(NH_2)_2(NH)$ (oder auch Biamido-Imido-Grubengas zu nennen), ein Zersetzungsproduct des Guanins (s. unten). Man erhält es synthetisch aus Chlorpicrin $C(NO_2)Cl_3$ und Ammoniak:





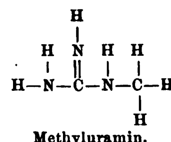
$$CNO_2Cl_3 + 4NH_3 = C(NH_2)_2(NH) + N_2 + 2H_2O + 3HCl.$$

Das Guanidin ist dem Harnstoff (s. unten) nahe verwandt.

---

*) Die beiden punctirten Affinitätsstriche im Schema deuten an, dass der Stickstoff auch 5werthig auftreten kann, z. B. in den Ammoniumsalzen.

6) *Methyluramin*, Methyl-Guanidin, $C_2H_7N_3$, ein Zersetzungsproduct des Kreatins (s. unten).

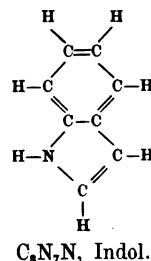


Methyluramin.

7) *Indol* C_8H_7N, die Grundsubstanz der Indigokörper, und

8) *Scatol* C_9H_9N kommen als Zersetzungsproducte des Eiweiss im Darminhalt und in faulenden Massen vor.

Die wahrscheinliche Constitution des Indols ist ein Benzol mit einer an zwei benachbarte C-Atome angreifenden Seitenkette (s. nebenstehend). Die Constitution des Scatols, eines Homologen des Benzols, ist noch unbekannt.

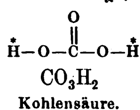


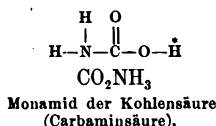
C_8N_7N, Indol.

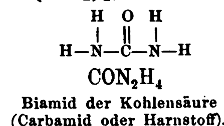
b. Amide,

Verbindungen, in welchen die OH-Gruppe von Säuren durch NH_2 ersetzt ist:

9) *Harnstoff*, Biamid der Kohlensäure, $CO(NH_2)_2$,



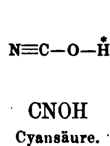


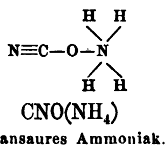


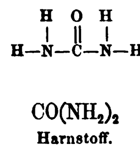
CO_3H_2	CO_2NH_3	CON_2H_4
Kohlensäure.	Monamid der Kohlensäure (Carbaminsäure).	Biamid der Kohlensäure (Carbamid oder Harnstoff).

einer der einfachsten Amidkörper, welcher das Hauptproduct der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen im Organismus bildet und in grossen Mengen mit dem Harn entleert wird.

Der Harnstoff ist krystallisirbar, in Wasser und Alkohol leicht löslich, giebt mit Salpetersäure ein schwer lösliches Salz, mit salpetersaurem Quecksilberoxyd einen weissen Niederschlag. Bei Gegenwart faulender Substanzen, ferner beim Kochen mit Alkalien, beim Ueberhitzen mit Wasser, nimmt er $2\,H_2O$ auf und liefert kohlensaures Ammoniak: $CO(NH_2)_2 + 2\,H_2O = CO(O.NH_4)_2$. Harnstoff war die erste organische Substanz, welche synthetisch dargestellt wurde (Wöhler); man kann ihn auf verschiedene Weise künstlich erhalten, z. B. aus cyansaurem Ammoniak durch Erhitzen, wobei die Atome sich umlagern.

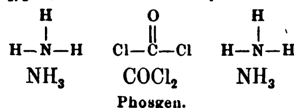


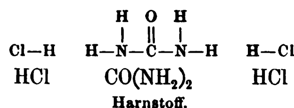




CNOH	$CNO(NH_4)$	$CO(NH_2)_2$
Cyansäure.	Cyansaures Ammoniak.	Harnstoff.

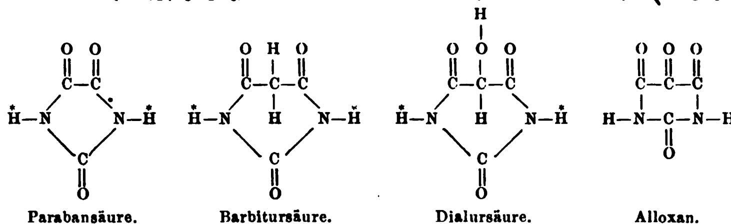
ferner aus Chlorkohlenoxyd (Phosgengas) und Ammoniak: $COCl_2 + 2NH_3 = CO(NH_2)_2 + 2HCl$.





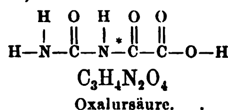
NH_3	$COCl_2$	NH_3	HCl	$CO(NH_2)_2$	HCl
	Phosgen.			Harnstoff.	

In den beiden NH_2-Gruppen des Harnstoffs können noch H-Atome durch Alkohol- oder Säureradicale vertreten werden. Verbindungen der letzteren Art, namentlich mit Ersetzung von 2 H durch 2werthige Säureradicale, erhält man vielfach bei der künstlichen Oxydation der Harnsäure (welche selbst ein ähnlicher, aber complicirterer Körper ist, s. unten) neben dem einfachen Harnstoff. Namentlich die Radicale der Oxalsäurereihe und der nächsten Abkömmlinge derselben*) bilden solche zusammengesetzte Harnstoffe; dieselben heissen zum Theil Säuren, weil das letzte noch vorhandene H-Atom der Amidgruppen durch Metall vertreten werden kann. Einige dieser Körper sind: Parabansäure = Oxalylharnstoff $CO(NH)_2(C_2O_2)$, Barbitursäure = Malonylharnstoff $CO(NH)_2(C_3H_2O_2)$, Dialursäure = Tartronylharnstoff $CO(NH)_2(C_3H_2O_3)$, Alloxan = Mesoxalylharnstoff $CO(NH)_2(C_3O_3)$.



Parabansäure. Barbitursäure. Dialursäure. Alloxan.

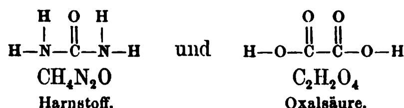
Diese Harnstoffe nehmen bei hydrolytischer Behandlung entweder 1 oder 2 H_2O auf; im ersteren Falle öffnet sich der Ring und es bildet sich eine Säure, in welcher nur noch die eine OH-Gruppe durch Harnstoff vertreten ist; tritt auch das zweite Mol. H_2O ein, so spaltet sich der Harnstoff ganz von der Säure ab; z. B. liefert für die Parabansäure der erste H_2O-Eintritt (an der im Schema durch • bezeichneten Stelle) Oxalursäure;



$C_3H_4N_2O_4$

Oxalursäure.

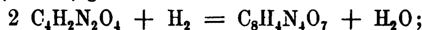
der zweite H_2O-Eintritt (an der * Stelle) liefert



CH_4N_2O und $C_2H_2O_4$

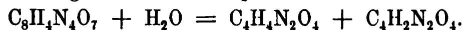
Harnstoff. Oxalsäure.

Das Alloxan (s. oben) geht durch Reduction über in Alloxantin ($C_8H_4N_4O_7$):



$$2\ C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_8H_4N_4O_7 + H_2O;$$

das Alloxantin ist eine ätherartige Verbindung des Alloxans und der Dialursäure (s. oben), und geht in Folge dessen unter H_2O-Aufnahme in diese beiden Körper über:



$$C_8H_4N_4O_7 + H_2O = C_4H_4N_2O_4 + C_4H_2N_2O_4.$$

Die Dialursäure erhält man durch weitere Reduction des Alloxans oder des Alloxantins:



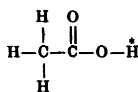
$$C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_4H_4N_2O_4;\quad C_8H_4N_4O_7 + H_2O + H_2 = 2\ C_4H_4N_2O_4.$$

c. Amidosäuren,

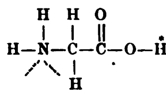
Säuren, in welchen H-Atome des Radicals durch NH_2 ersetzt sind, z. B.

---

*) Als solche sind hier anzuführen **Tartronsäure** = Oxymalonsäure, HO.CO.CH(OH).CO.OH; **Mesoxalsäure** = Dioxymalonsäure minus Wasser, HO.CO.CO.CO.OH.

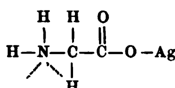


$C_2H_4O_2$
Essigsäure.

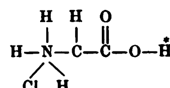


$C_2H_3[NH_2]O_2$
Amidoessigsäure oder Glycin.

Die Amidosäuren verhalten sich einerseits wie Säuren, andererseits aber wie Basen, indem das Ammoniak mit Säuren sich verbindet, z. B.



Glycinsilber (amidoessigsaures Silberoxyd).

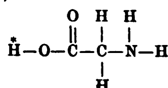


Salzsaures Glycin.

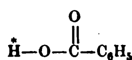
Mit salpetriger Säure behandelt gehen die Amidosäuren in Oxysäuren, also z. B. die Amido-Fettsäuren in Oxy-Fettsäuren (Glycolsäuren, p. 13) über, indem die Gruppe NH_2 durch die Gruppe OH ersetzt wird.

10) *Glycin* (Glycocoll, Leimzucker), *Amidoessigsäure*, $C_2H_5NO_2$ als solches nicht im Körper vorkommend, wohl aber in sogenannten gepaarten Säuren, und in complicirter Verbindung im Leim.

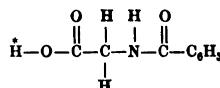
Das Glycin giebt mit salpetriger Säure Oxyessigsäure = Glycolsäure (p. 13). Es kann aus Chloressigsäure und Ammoniak synthetisch gewonnen werden. Es tritt mit einbasischen Säuren in der Weise in Verbindung, dass ein H des NH_2 durch das Säureradical vertreten wird (die OH-Gruppe und das H-Atom treten als H_2O aus), z. B.



Glycin.



Benzoësäure (p. 15).



$C_9H_9NO_3$
Hippursäure.

Solche Verbindungen (welche sämmtlich durch hydrolytische Einflüsse H_2O aufnehmen und in Glycin und Säure zerfallen), sogenannte gepaarte Säuren, sind:

Glycocholsäure (Glyco-Cholalsäure, p. 15) $C_{26}H_{43}NO_6$, Bestandtheil der Galle.

Hippursäure (Glyco-Benzoësäure) $C_9H_9NO_3$, Bestandtheil des Harns der Pflanzenfresser. Bei jedem Thier tritt sie auf nach dem Genuss von Benzoësäure und einigen anderen aromatischen Säuren (Zimmtsäure, Mandelsäure, Chinasäure), vgl. Cap. II.

Andere aromatische Säuren, z. B. die mit Cl, OH, etc. substituirten, bilden nicht Hippursäure selbst, sondern die ihr entsprechende Säure, in welcher das Benzol wie in der ursprünglichen Säure substituirt ist.

11) *Alanin*, *Amidopropionsäure*, $C_3H_5(NH_2)O_2$, kommt im thierischen Körper nicht vor.

12) *Butalanin*, *Amidobaldriansäure*, $C_5H_9(NH_2)O_2$, und

13) *Leucin*, *Amidocapronsäure* $C_6H_{11}(NH_2)O_2$, finden sich in vielen Körperbestandtheilen, jedoch ausser dem Pancreas wahrscheinlich nur als Fäulnissproducte. Mit salpetriger Säure giebt Leucin

Oxycapronsäure = Leucinsäure (p. 13). Das Leucin ist ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper (s. unten).

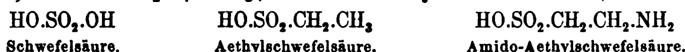
12) *Serin*, wahrscheinlich *Amidomilchsäure* $C_3H_5(NH_2)O_3$, aus dem Seidenleim (s. unten) neben Leucin und Tyrosin durch Kochen mit Säuren erhalten. Giebt mit salpetriger Säure Oxymilchsäure = Glycerinsäure.

13) *Asparaginsäure* (Amidobernsteinsäure), $C_4H_5(NH_2)O_4$, und

14) *Glutaminsäure* (nächstes Homologes derselben) $C_5H_7(NH_2)O_4$, beide aus Eiweisskörpern durch hydrolytische Spaltung entstehend.

15) *Cystin*, $C_3H_7NSO_2$, also Serin, in welchem ein O durch S vertreten ist, vermuthlich von derselben Constitution, Bestandtheil der Nieren, zuweilen auch im Harn und in Blasensteinen gefunden.

16) *Taurin* $C_2H_7NSO_3$, Amido-Aethylschwefelsäure, kommt frei

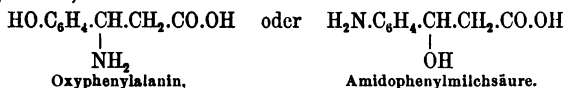


in einigen Drüsen, ausserdem wie Glycin in gepaarter Verbindung mit Cholalsäure, als

Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, in der Galle vor.

17) *Tyrosin* $C_9H_{11}NO_3$, eine aromatische Amidosäure, wird in geringeren Mengen neben Leucin gefunden. Es ist wie Leucin ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper (s. unten).

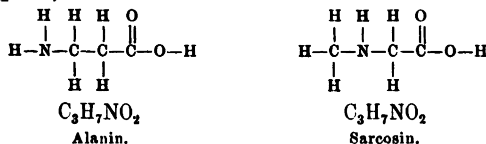
Beim Erhitzen mit salpetersaurem Quecksilberoxyd in Gegenwart von wenig salpetriger Säure liefert das Tyrosin eine rothe Färbung. Seine Constitution wird verschieden gedeutet, z. B.



Oxyphenylalanin. Amidophenylmilchsäure.

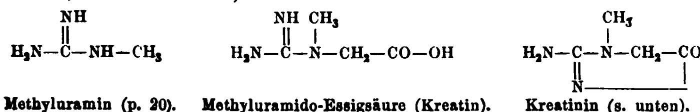
d. Amidosäuren, in denen aber Wasserstoffe der Ammoniakgruppe selbst substituirt sind.

18) *Sarcosin*, Methylamido-Essigsäure oder Methylglycin, $C_3H_7NO_2$, erhält man beim Behandeln des Kreatins mit Alkalien (s. unten), oder auch synthetisch aus Chloressigsäure und Methylamin (vgl. oben p. 22 die Synthese des Glycins). Es ist dem Alanin (p. 22) isomer.



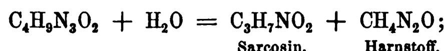
Alanin. Sarcosin.

19) *Kreatin*, Methyluramido-Essigsäure, $C_4H_9N_3O_2$, Bestandtheil des Blutes, der Muskeln, des Gehirns u. s. w.



Methyluramin (p. 20). Methyluramido-Essigsäure (Kreatin). Kreatinin (s. unten).

Man erhält das Kreatin synthetisch aus Cyanamid ($CN.NH_2$) und Sarcosin (s. oben); auch erkennt man leicht im Schema des Kreatins links die Gruppe des Cyanamids, rechts die des Sarcosins. — Beim Kochen mit Baryt zerfällt das Kreatin unter Wasseraufnahme in Sarcosin und Harnstoff:



$$C_4H_9N_3O_2 + H_2O = C_3H_7NO_2 + CH_4N_2O;$$

Sarcosin. Harnstoff.

in der That unterscheidet sich der Harnstoff vom Cyanamid nur durch ein Plus von H_2O:



Cyanamid. Harnstoff.

Durch Oxydation (mit Quecksilberoxyd, Bleisuperoxyd u. s. w.) liefert das Kreatin: Methyluramin und Oxalsäure, was leicht verständlich ist, da Methyluramin und Essigsäure im Kreatin stecken (s. oben), und Oxalsäure eine zweifach oxydirte Essigsäure ist. Bei anderen Oxydationen liefert das Kreatin Methyl-Parabansäure (über Parabansäure s. p. 21), ebenfalls leicht verständlich.

Beim Erhitzen mit starken Säuren, auch durch blosses Kochen mit Wasser, ferner bei Gegenwart faulender Substanzen, giebt das Kreatin H_2O ab und verwandelt sich in

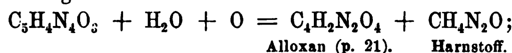
Kreatinin $C_4H_7N_3O$, Bestandtheil des Harns.

Das Kreatinin ist stark alkalisch, giebt mit Chlorzink eine characteristisch krystallisirende Verbindung, und wird durch Alkalien in Kreatin verwandelt; seine Constitution entspricht wahrscheinlich dem obigen Schema.

c. Ammoniakderivate von unbekannter Constitution.

20) *Harnsäure* $C_5H_4N_4O_3$, ein Bestandtheil des Harns, bei einigen Thierclassen (Vögel, beschuppte Amphibien, Insecten) der Hauptbestandtheil desselben.

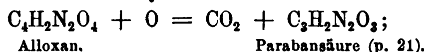
Die Harnsäure ist 2basisch, wie die oben p. 21 angeführten zusammengesetzten Harnstoffe. Von den Salzen, von denen die sauren, wie die Harnsäure selbst, in Wasser sehr schwer löslich sind, kommen besonders harnsaures Natron und Ammoniak, beim Menschen hauptsächlich pathologisch, vor. Durch Oxydation liefert die Harnsäure: a. bei Gegenwart von Säuren: Alloxan und Harnstoff:



$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_2N_2O_4 + CH_4N_2O;$$

Alloxan (p. 21). Harnstoff.

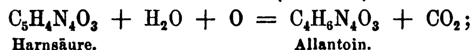
das Alloxan liefert durch weitere Oxydation Kohlensäure und Parabansäure



$$C_4H_2N_2O_4 + O = CO_2 + C_3H_2N_2O_3;$$

Alloxan. Parabansäure (p. 21).

b. bei Gegenwart von Alkalien: Allantoin (s. unten) und Kohlensäure:



$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_6N_4O_3 + CO_2;$$

Harnsäure. Allantoin.

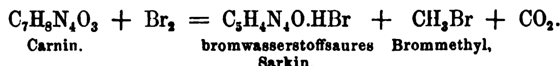
c. mit Salpetersäure zur Trockne verdampft giebt die Harnsäure einen gelbrothen Rückstand, der mit Ammoniak sich purpurroth färbt (Murexid, purpursaures Ammoniak), mit Kali blau.

21) *Xanthin* $C_5H_4N_4O_2$ findet sich spurweise in vielen Körperorganen und im Harn, und kann künstlich aus Hypoxanthin erhalten

werden (s. unten). Einen isomeren Körper (Isoxanthin) erhält man aus Guanin (s. unten).

22) *Hypoxanthin* oder *Sarkin* $C_5H_4N_4O$ kommt in Begleitung des Xanthins vor, in welches es durch Oxydationsmittel übergeführt werden kann.

23) *Carnin* $C_7H_8N_4O_3$ findet sich im Fleischextract in geringer Menge; durch Brom wird es zu Sarkin oxydirt:



$$C_7H_8N_4O_3 + Br_2 = C_5H_4N_4O.HBr + CH_3Br + CO_2.$$

Carnin. bromwasserstoffsaures Sarkin. Brommethyl.

24) *Guanin* $C_5H_5N_5O$ findet sich in geringen Mengen im Pancreas und in der Leber, ferner im Guano und in den Excrementen der Spinnen.

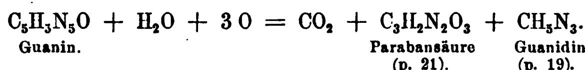
Durch Oxydation liefert das Guanin einen dem Xanthin isomeren Körper (Isoxanthin) unter N-Entwickelung:



$$2\,C_5H_5N_5O + 3\,O = 2\,C_5H_4N_4O_5 + H_2O + N_2).$$

Guanin. Isoxanthin.

Andere Oxydationsmittel zerlegen es in Kohlensäure, Parabansäure und Guanidin:



$$C_5H_3N_5O + H_2O + 3\,O = CO_2 + C_3H_2N_2O_3 + CH_5N_3.$$

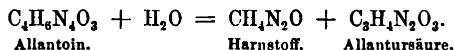
Guanin. Parabansäure (p. 21). Guanidin (p. 19).

25) *Inosinsäure* $C_{10}H_{14}N_4O_{11}$, Bestandtheil der Muskeln.

26) *Kynurensäure* $C_{20}H_{14}N_2O_6$, im Hundeharn vorkommend.

27) *Allantoin*, $C_4H_6N_4O_3$, Bestandtheil des foetalen und Säuglingsharns.

Man erhält Allantoin durch Oxydation der Harnsäure (s. oben p. 24). Hydrolytische Behandlung spaltet das Allantoin in Harnstoff und Allantursäure:



$$C_4H_6N_4O_3 + H_2O = CH_4N_2O + C_3H_4N_2O_3.$$

Allantoin. Harnstoff. Allantursäure.

28) *Farbstoffe.* Diese Substanzen, von denen sich die am besten bekannten in ihrem Verhalten den Ammoniakderivaten anschliessen, sind meist krystallisirbar und stammen grossentheils von einem, dem eisenhaltigen Hämatin ab. Einige derselben enthalten kein Eisen; dieselben werden als die einfacheren zuerst aufgeführt.

a. *Bilirubin*, auch Biliphaein oder Cholepyrrhin genannt, vielleicht mit Haematoidin identisch (s. unter Galle) $C_{16}H_{18}N_2O_3$, der orangeroth krystallisirbare Farbstoff der Galle, unlöslich in Wasser, löslich in Chloroform und in Alkalien, mit denen er wie eine einbasische Säure Verbindungen bildet. Durch Oxydation geht er in Biliverdin, bei stärkerer in Bilicyanin und Choletelin über.

In Berührung mit Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, zeigt die Lösung des Bilirubin in Folge der erwähnten Oxydationen an der Grenze eine

regenbogenartige Farbenschichtung, die zur Erkennung kleinster Mengen dienen kann (Gmelin'sche Probe).

b. *Biliverdin* $C_{16}H_{18}N_2O_4$, der grüne Farbstoff mancher Gallen, entsteht auch durch Oxydation des Bilirubins an der Luft und durch andere Oxydationsmittel.

c. *Bilifuscin* $C_{16}H_{20}N_2O_4$? und

d. *Biliprasin* $C_{16}H_{22}N_2O_6$ (= Bilifuscin + H_2O + O) sind in Gallensteinen in geringer Menge gefunden worden.

e. *Bilicyanin* (Heynsius & Campbell), blau, entsteht bei kräftiger Oxydation aller vorgenannten Farbstoffe, u. A. auch bei der Gmelin'schen Probe, hat in saurer Lösung einen Absorptionsstreifen bei F, und kommt in Gallensteinen vor.

f. *Choletelin* (Maly), letztes, braun gefärbtes Oxydationsproduct aller Gallenfarbstoffe ($C_{16}H_{18}N_2O_6$?).

g. *Urobilin* (Jaffé) findet sich im Harn, in der Galle und im Darminhalt, besitzt einen breiten Absorptionsstreifen im Grün (bei F), und zeigt in alkalischer Lösung mit Chlorzink starke Fluorescenz.

Wahrscheinlich ist das Urobilin identisch mit *Hydrobilirubin*, $C_{32}H_{40}N_4O_7$ (Maly), welches aus Bilirubin durch Reduction in alkalischer Lösung darstellbar ist, und mit *Stercobilin* (Vanlair & Masius), einem Bestandtheil des Kothes. Aus Blutfarbstoff soll es durch Reductionsmittel darstellbar sein (Hoppe-Seyler).

h. *Indigofarbstoffe; Indigblau* ($C_{16}H_{10}N_2O_2$) findet sich zuweilen im Harn, wahrscheinlich aber nur als Zersetzungsproduct einer farblosen, ziemlich regelmässig im Harn vorkommenden Indolverbindung (vgl. p. 20), des *Indicans*. Dasselbe ist eine gepaarte Schwefelsäure, und nicht identisch mit dem pflanzlichen Indican, welches ein Glucosid ist.

i. *Harnfarbstoffe.* Ausser dem schon genannten Urobilin und den Indigkörpern sind im Harn verschiedene, theils eisenhaltige, theils eisenfreie, nicht krystallinische Farbstoffe gefunden worden (Urohämatin, Urrhodin, Uroerythrin), deren Zusammensetzung unbekannt ist.

k. *Hämatin,* ein Zersetzungsproduct des natürlichen Blutfarbstoffs, in welchem es mit Eiweiss verbunden ist. Seine Bildung und Eigenschaften werden beim Blute besprochen.

l. *Melanin,* schwarze und braune, eisenhaltige, wenig bekannte Farbstoffe der Lungen, Bronchialdrüsen, des Rete Malpighii, der Haare, der Choroidea u. s. w.

6. Complicirtere Körper von unbekannter Constitution.

Wie aus dem p. 9 f. Gesagten hervorgeht, sind die bisher genannten Körper als natürliche oder künstliche Zersetzungsproducte

anderer viel complicirterer zu betrachten, in welchen also die Elemente der bisher genannten, z. B. die Gruppen OH, CH_3, NH_2, C_6H_5, in den mannigfaltigsten und verwickeltsten Combinationen vorkommen. Von diesen Substanzen sind nur wenige rein darzustellen, bei den übrigen misslingt dies, weil sie zu unbeständig oder weil sie nicht krystallisirbar sind; man kennt daher von den meisten nicht einmal die Gewichts-Zusammensetzung genau, geschweige denn die Constitution.

Die Zerlegung dieser Verbindungen in einfachere gelingt fast stets leicht durch die p. 16 genannten hydrolytischen Einflüsse. Man kann sie daher sämmtlich oder doch grösstentheils als Anhydride oder ätherartige Verbindungen im Sinne des p. 16 Gesagten betrachten, wie man die daselbst genannten Verbindungen als Alkohol + Alkohol — Wasser, resp. als Alkohol + Säure — Wasser, oder als Säure + Säure — Wasser, die Amide (p. 20) als Säure + Ammoniak — Wasser, die complicirten Harnstoffe (p. 21) als Säure + Harnstoff — Wasser, die gepaarten Säuren (p. 22) als Glycin + Säure — Wasser etc. betrachten kann.

Indessen sind für viele dieser Verbindungen die hydrolytischen Spaltungsproducte noch nicht genügend bekannt, um eine vollständige Uebersicht über den Bau der Verbindung zu gewähren. Ausserdem sind, selbst wenn man die ersteren genau kennen würde, noch immer viele schwer zu entscheidende Möglichkeiten des Baues vorhanden. Schon bei den Zuckeranhydriden z. B. sind, wenn die Stärke auch nur aus Einem Zuckermolecül mit Austritt von 1 H_2O bestände ($C_6H_{10}O_5$) die verschiedensten Möglichkeiten für den Ort des H_2O-Austritts vorhanden; die Zahl derselben wächst aber ungemein, wenn die Stärke aus 2 Zuckermolecülen mit Austritt von 2 H_2O bestände $(C_6H_{10}O_4)_2O_2 = C_{12}H_{20}O_{10}$. So erklärt es sich, dass bei diesen complicirten Körpern so zahlreiche isomere und polymere Verbindungen von nahe übereinstimmenden Eigenschaften vorhanden sind, deren genaue Constitution unbekannt ist. Mit der Zusammenlagerung von immer zahlreicheren Atomcomplexen wächst auch die Complicirtheit der Gewichtsproportionen so, dass sie sich aus den Elementaranalysen nicht deutlich genug ergeben um Formeln aufstellen zu können. Die Formeln der hier folgenden Substanzen sind deshalb unbekannt.

Wir führen hier folgende Gruppen von Körpern auf:

I. *Peptone und deren Anhydride (Eiweisskörper und Albuminoide).*

Die Peptone selbst entstehen im Organismus erst aus ihren Anhydriden durch hydrolytische Einflüsse (s. unter Verdauung), und gehen anscheinend bald wieder in Anhydride über; dagegen kommen die Anhydride, die Eiweisskörper und Albuminoide, ungemein verbreitet im Körper vor.

Die hydrolytischen Spaltungsproducte der Peptone sind hauptsächlich Amidosäuren, besonders Glycin, Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure; ferner Indol und kothartig riechende Substanzen. Dies können jedoch nicht die einzigen Spaltungsproducte sein, da die

meisten dieser Körper Schwefel enthalten, anscheinend zum Theil als Schwefelsäure. Der Stickstoff scheint nicht allein in der Gruppirung der Amidosäuren, sondern auch in anderen (Cyan) vorzukommen. Die verschiedenen Peptone unterscheiden sich durch die relativen Mengen der von ihnen gelieferten Amidosäuren; während alle Peptone Leucin liefern, liefert das Leimpepton daneben nur Glycin, die übrigen Peptone neben Leucin nur Tyrosin in verschiedenen Mengen. Die Anhydride etc. liefern bei der hydrolytischen Behandlung zuerst Peptone, und dann erst die weiteren Spaltungsproducte der letzteren.

A) *Peptone.* Von diesen ist nur das aus dem Serumalbumin bei der Verdauung entstehende Pepton der procentischen Zusammensetzung nach annähernd bekannt (C 51,37, H 7,25, N 16,18, S 2,12, O 23,11 pCt.).

Die Peptone sind in Wasser, zum Theil auch in Alkohol (Brücke's „Alkophyr"), leicht löslich, diffundirbar; sie drehen die Polarisationsebene nach links; im Gegensatz zu den Eiweisslösungen werden sie nicht gefällt: durch Hitze, schwachen Alkohol, verdünntere Mineralsäuren und verschiedene Metallsalze, gefällt dagegen durch Sublimat, die Quecksilbernitrate, Silbernitrat, Chlor etc. Sie geben die drei unten bei den Eiweisskörpern angeführten Reactionen. Ueber ihre hydrolytischen Spaltungsproducte s. oben. Ueber ihre Entstehung s. unter Verdauung.

B) *Eiweisskörper* (Proteinstoffe, Albuminstoffe). Diese sehr mannigfaltigen Pepton-Anhydride finden sich fast in sämmtlichen Geweben und Flüssigkeiten des Körpers, stets im Verein mit Salzen, in Wasser gelöst oder vielmehr gequollen; diese Lösungen drehen die Polarisationsebene nach links. Sie sind nicht krystallisirbar (alle bisherigen Angaben über Eiweisskrystalle sind unsicher), daher nicht sicher zu reinigen und äusserst schwer von unorganischen Beimengungen, mit denen sie zum Theil chemische Verbindungen eingehen, zu befreien. Ihre Lösungen werden durch viele Metallsalze und durch Alkohol gefällt. Durch Hitze, Mineralsäuren und durch anhaltende Einwirkung des Alkohols werden sie in eine unlösliche Modification übergeführt (coagulirt).

Da bei hydrolytischer Behandlung und bei Verdauung der coagulirten Modification zuerst die lösliche Modification und dann erst Pepton entsteht, so scheint die coagulirte Modification ein weiteres Anhydrid der löslichen zu sein.

Mit Säuren und mit Alkalien bilden die Eiweisskörper Verbindungen, von denen die ersteren (Säure-Albuminate, Acidalbumin, Syntonin) durch Alkalien, die letzteren (Alkali-Albuminate, Casein) durch Säuren gefällt werden.

Tiefer eingreifende zersetzende Agentien und Oxydationsmittel liefern aus den Eiweisskörpern namentlich Amidosäuren, besonders Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure; ferner flüchtige Fettsäuren, Benzoësäure, Blausäure, Aldehyde der Fettsäuren und der Benzoësäure, Indol u. s. w. (angeblich auch Harnstoff). Sie enthalten also Stickstoff in der Ammoniak- und in der Cyangruppe. Im feuchten Zustande fallen sie der Fäulniss anheim, d. h. einer durch microscopische Organismen bewirkten tiefen Zersetzung, bei welcher ein specifischer übler Geruch auftritt.

Salpetersäure färbt die Eiweisskörper (ebenso Peptone, s. oben) gelb („Xanthoproteinsäure"), und Alkalizusatz verwandelt die Farbe in Roth. — Salpetersaures Quecksilberoxyd färbt bei Anwesenheit von wenig salpetriger Säure die Eiweisskörper bei 60° roth (Millon's Reagens). Diese Reaction, welche mit der des Tyrosins übereinstimmt, beruht möglicherweise auf einer intermediären Bildung von Tyrosin. — Mit Kupfersulphat und Kali geben die Eiweisskörper eine violette Lösung.

Die Herkunft der Eiweisskörper ist nicht sicher bekannt; aber es ist sehr wahrscheinlich, dass sie im thierischen Organismus aus Peptonen, vielleicht sogar aus noch einfacheren Spaltungsproducten derselben, welche durch die Verdauung aus genossenen Eiweisskörpern entstehen, synthetisch regenerirt werden können. Diese Ingredientien stammen in letzter Instanz aus den Pflanzen, den eigentlichen Eiweisserzeugern. Ebensowenig sicher ist ihr weiteres Schicksal im Organismus festgestellt. Es scheint als ob die sogenannten Albuminoide (s. unten) ihre nächsten Abkömmlinge sind. Bei tieferer Zersetzung im Organismus geht der Stickstoff wahrscheinlich in Amidverbindungen über, deren am meisten oxydirte, z. B. Harnstoff, ausgeschieden werden. Ausserdem aber ist es der Zusammensetzung nach sehr leicht möglich, dass Fette, Glycogen, Zuckerarten aus den Eiweisskörpern hervorgehen, wofür auch wichtige physiologische Thatsachen sprechen. Umgekehrt scheinen auch synthetische Processe höherer Ordnung im Organismus vorzukommen, bei welchen Eiweisskörper complicirtere Verbindungen bilden (s. unten).

Die verschiedenen thierischen Eiweisskörper haben ziemlich ähnliche procentische Zusammensetzung: C 52,7—54,5, H 6,9—7,3, N 15,4—16,5, S 0,8—1,6, O 20,9—23,5 pCt. Bei hydrolytischer Behandlung liefern sie $^1/_4$—2 pCt. Tyrosin und 10—18 pCt. Leucin. Sie unterscheiden sich von einander ausserdem hauptsächlich durch die Bedingungen der Fällung und Coagulation. Die wichtigsten sind:

a) *Albumin*, im Blutserum, Eierweiss (etwas verschieden), und

den meisten Gewebssäften. Gerinnt bei 60—70° in neutraler oder saurer Lösung. Durch anhaltende Diffusion verliert das Albumin nahezu seinen ganzen Salzgehalt und seine Coagulirbarkeit durch Hitze.

Das Casein der Milch ist ein Kalialbuminat, gerinnt daher nicht ohne Weiteres durch Hitze, sondern erst nach Säurezusatz. Durch die meisten Säuren wird es gefällt.

b) *Globulin*, Bestandtheil des Blutes und vieler Gewebe, durch alle Säuren, selbst Kohlensäure fällbar, und durch Sauerstoffzuleitung wieder lösbar (wahrscheinlich ein Alkalialbuminat). Es existiren verschiedene Modificationen dieses Körpers, die man zum Theil als „Paraglobulin" bezeichnet (s. unter Blutplasma).

c) *Fibrin*, das fasrige Gerinnsel im geronnenen Blute; eine Fällung, deren Componenten und Bedingungen beim Blute angegeben werden. Durch Erhitzen nimmt es die Eigenschaften coagulirter Eiweisskörper an.

d) *Myosin*, das Gerinnsel der spontan erstarrten Muskeln. Sowohl Fibrin als Myosin sind in verdünnten Salzlösungen löslich, durch weiteren Salzzusatz fällbar, und gehen durch verdünnte Säuren leicht in Säurealbuminat über.

Das *Syntonin* der Muskeln ist nur ein durch die im Muskel auftretende oder zur Extraction verwandte Säure entstandenes Säurealbuminat.

e) *Vitellin*, ein Eiweisskörper des Eidotters, bei 70—80° coagulirend, dem Myosin sehr ähnlich, aber durch Salzzusatz nicht fällbar.

f) *Paralbumin*, nur pathologisch, in Eierstockscysten vorkommend, bildet zähe Lösungen, die durch Alkohol oder durch schwache Säuren bei Gegenwart von viel Wasser gefällt werden; der Niederschlag ist in Wasser wieder zäh löslich. Linksdrehend.

C) *Albuminoide.* Diese Körper, welche in vielen Geweben als wesentliche Bestandtheile vorkommen und den Eiweisskörpern in der Zusammensetzung nahestehen (jedoch sind einige schwefelfrei) werden meist als nächste Abkömmlinge der Eiweisskörper betrachtet; ob sie durch Oxydation oder umgekehrt durch Synthese oder durch andere Vorgänge aus ihnen hervorgehen, ist unbekannt. Sie sind unter einander viel verschiedener als die Eiweisskörper und haben ausser ihrer Unkrystallisirbarkeit und Unfähigkeit ächte Lösungen zu bilden (Colloidsubstanzen) kein gemeinsames Kennzeichen. Bei hydrolytischer Behandlung liefern sie dieselben Producte wie die Eiweisskörper, namentlich tritt Leucin und Tyrosin in grossen Mengen auf. Einer derselben, das Chondrin, soll beim Kochen mit verdünnter

Schwefelsäure Traubenzucker liefern, muss also als ein Glucosid von den anderen getrennt werden (s. unten). Die wichtigsten sind:

a) *Mucin, Schleimstoff* (C 52,2, H 7,0, N 12,6, O 28,2 pCt.) bildet in Wasser zähe Quellungen (Schleim), die durch wenig Essigsäure und durch überschüssigen Alkohol gefällt werden. Es findet sich in den schleimigen Secreten und in den schleimigen Bindesubstanzen (Wharton'sche Sulze u. s. w.). Liefert neben Leucin sehr viel Tyrosin (7 pCt.).

b) *Glutin, Leim* (C 50,4, H 6,8, N 18,3, S + O 24,5 pCt.) erhält man aus den meisten Bindesubstanzen (Knochen, Sehnen, Häute) durch Kochen mit Wasser. Der Leim quillt in kaltem Wasser gallertig auf, beim Kochen entsteht eine Lösung, die beim Erkalten wieder gelatinirt. Bei anhaltendem Kochen wird er zu ungelatinirbarem Pepton gespalten, welches auch bei der Verdauung entsteht. Liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin, Glycin und Ammoniak, kein Tyrosin.

c) *Collagen* wird die leimgebende Substanz der Bindegewebe genannt, wahrscheinlich ein Anhydrid des Glutins.

d) *Sericin, Seidenleim* ($C_{15}H_{25}N_5O_8$?), Bestandtheil der Seide.

e) *Keratin, Hornstoff* (C 50,3—52,5, H 6,4—7,0, N 16,2—17,7, S 0,7—5,0, O 20,7—25,0 pCt.), der Rückstand der sogenannten Horngewebe, nach Extraction mit Aether, Alkohol, Wasser und Säuren. Eine nur in heissen Alkalien lösliche, in kalten quellende Substanz. Liefert 10 pCt. Leucin, 3,6 pCt. Tyrosin.

f) *Elastin* (C 55,5, H 7,4, N 16,7, O 20,5 pCt.), der Rückstand des Bindegewebes nach Extraction alles Löslichen, die Substanz der elastischen Einlagerungen. Unlöslich in allen nicht zersetzend wirkenden Agentien. Liefert sehr viel Leucin (36—45 pCt.), wenig Tyrosin (1/8 pCt.).

g) *Fibroin* (C 48,6, H 6,5, N 17,3, O 27,6 pCt.), der Hauptbestandtheil der Seide, löslich in concentrirten Säuren und Alkalien.

h) *Amyloidsubstanz* (C 53,6, H 7,0, N 15,0, S etwa 1,3, O 24,4 pCt.), nur pathologisch in Concrementen und entarteten Organen vorkommend, unlöslich in Wasser, Magensaft etc., schwer durch Alkalien und Säuren in Albuminate übergehend. Giebt mit Jod eine rothe, mit Jod und Schwefelsäure eine blaue Färbung.

i) *Hydrolytische Fermente*, Körper, welche durch eine noch unverständliche Einwirkung in daneben vorhandenen andern Körpern eine Spaltung unter Wasseraufnahme bewirken, ohne selbst dabei verbraucht zu werden. Temperatur, Salzgehalt der Flüssigkeit etc. sind für ihre

Wirksamkeit massgebend. Manche Fermente bestehen aus kleinen Organismen, mit deren Stoffwechsel die Spaltung innig verknüpft ist; die Wirksamkeit dieser Fermente wird durch vorübergehende Erhitzung und durch gewisse antiseptische Mittel (welche für jene Organismen giftig sind) gehemmt. Im normalen Organismus scheinen nur ungeformte Fermente (Enzyme) vorzukommen. Dieselben können in trocknem Zustande weit über 100° erhitzt werden ohne ihre Wirksamkeit zu verlieren. Man rechnete sie früher zu den Eiweisskörpern, indessen zeigen die am besten bekannten thierischen Fermente nicht deren Eigenschaften, sondern scheinen den Eiweisskörpern nur sehr leicht mechanisch anzuhängen.

Zur Reindarstellung mancher Fermente kann man die Eigenschaft derselben benutzen, aus ihren wässrigen Lösungen durch voluminöse Niederschläge (Zusatz von Cholesterinlösungen, Collodium u. dgl.) mit niedergerissen zu werden.

Der Organismus enthält folgende hydrolytische Fermente:

α. *Zuckerbildende* oder *diastatische Fermente* (welche Stärke, Glycogen u. s. w. unter H_2O-Aufnahme in Zucker spalten), im Speichel, Pancreassaft, in der Leber und in vielen anderen Organen.

β. *Fettzerlegende Fermente* (welche neutrale Fette unter H_2O-Aufnahme in Glycerin und freie Fettsäure spalten), im Pancreassaft.

γ. *Eiweisskörper spaltende Fermente* (welche coagulirte und gelöste Eiweisskörper zunächst in Peptone, diese weiter in Leucin, Tyrosin etc. spalten), im Magensaft (Pepsin), Pancreassaft (Trypsin) und Darmsaft.

Andere als hydrolytische Fermente sind bisher im Organismus nicht nachgewiesen.

II. *Körper, welche noch complicirter sind als die Eiweissstoffe.* Mit Sicherheit lässt sich eine solche Complicirtheit der Constitution nur von solchen Körpern behaupten, welche durch Zersetzung Eiweisskörper liefern. Hierher gehört:

1) *Hämoglobin*, der rothe Farbstoff der Blutkörperchen, auch im Serum und in den Muskeln spurweise enthalten, ein krystallisirbarer Körper, dessen Eigenschaften beim Blute besprochen werden.

2) *Vitellinverbindungen* des Eidotters, welche anscheinend neben Vitellin Lecithin enthalten; möglicherweise die Dotterkrystalle bildend.

3) *Ichthin*, ein ähnlich constituirter Körper der Fischeier. (Aehnliche Körper sind Ichthidin, Emydin).

4) *Nuclein* ($C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$? Miescher), eine Gruppe noch wenig untersuchter, ebenfalls phosphorhaltiger Körper in den Kernen von Blut- und Eiter-

körperchen, in den Samenkörperchen etc., in den meisten Agentien unlöslich. Sie geben bei der Zersetzung Eiweissstoffe.

Andere Körper, welche als Verbindungen der Eiweisskörper zu betrachten sind, sind bisher noch nicht rein dargestellt. Höchstwahrscheinlich kommt ein solcher in den Muskeln vor, dessen Zersetzungsproduct das Myosin ist. (Vgl. hierüber unter Muskeln).

III. N-haltige *Glucoside* (vgl. oben p. 18). Folgende N-haltigen Glucoside sind bis jetzt im thierischen Organismus nachgewiesen.

1) *Cerebrin* ($C_{17}H_{33}NO_3$?), Bestandtheil der Nervensubstanz, leichtes weisses Pulver, in kaltem Wasser unlöslich, in heissem kleisterartig aufquellend, in heissem Alkohol löslich. Wird durch Baryt nicht gespalten, durch Kochen mit Säuren liefert es einen linksdrehenden, nicht gährungsfähigen Zucker, die übrigen Spaltungsproducte sind unbekannt.

2) *Protagon*, ein im Nervenmark enthaltenes phosphorhaltiges Glucosid, von ähnlicher Beschaffenheit wie das Cerebrin, beim Kochen mit Baryt die Zersetzungsproducte des Lecithins liefernd (p. 19). Von Einigen wird es als Gemenge von Cerebrin und Lecithin betrachtet.

3) *Chondrin* (C 49,9, H 6,6, N 14,5, S 0,4, O 28,6 pCt.) wird durch anhaltendes Kochen mit Wasser aus hyalinem Knorpel, Hornhautsubstanz, der Haut der Holothurien etc. gewonnen; in seinem äusseren Verhalten ist es dem Leim sehr ähnlich. Es liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin und Traubenzucker (letzteres übrigens bestritten).

4) *Chondrigen*, die chondringebende Substanz der eben genannten Gewebe, wahrscheinlich ein Anhydrid des Chondrins.

5) *Chitin*, ein N-haltiges Glucosid, in dem äusseren Gerüst der Articulaten.

6) *Hyalin*, N-haltiges Glucosid der Echinococcus-Blasen.

Erstes Capitel.

Das Blut und seine Bewegung.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandtheile.

Beim Einschneiden in den Körper eines lebenden Wirbelthieres fliesst stets (es sei denn, dass nur ein sog. Horngebilde angeschnitten ist), eine rothe, alkalisch reagirende Flüssigkeit aus, welche man Blut nennt, — bald in starkem, selbst beträchtlich ansteigenden Strahle, bald in mässigerem, nur der Schwere folgenden Strome, bald endlich nur in schwachem Rieseln und Sickern. Nähere Untersuchung lehrt bald, dass die Art des Ausfliessens weniger von der Grösse der Wunde als von der Art der angeschnittenen Blutgefässe abhängt; aufsteigenden, zugleich hellrothen Strahl liefern nur Arterien, starken passiven, zugleich dunkelrothen Strom die grösseren Venen, schwaches Rieseln die kleinen Venen und die Capillaren.

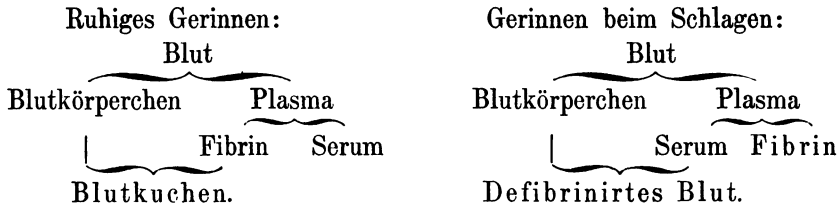
Das Blut verliert kurze Zeit nach dem Ausfliessen seine flüssige Beschaffenheit, es gerinnt. Die geronnene rothe weiche Masse (Cruor genannt) zieht sich dann langsam allseitig etwas zusammen, und bildet nunmehr einen festeren, verjüngten Abguss des Gefässes, in welchem die Gerinnung stattgefunden hat, den Blutkuchen; während dieser Zusammenziehung sondert sich aus der Masse eine gelbe Flüssigkeit aus, welche den Blutkuchen umgiebt, das Blutwasser oder Blutserum.

Wird dagegen das Blut gleich nach seiner Entleerung, vor der Gerinnung, mit einem Stabe oder dgl. geschlagen, so setzt sich eine feste Masse an den Stab an, welche beim Auswaschen als ein weisser Faserfilz erscheint, der Faserstoff oder das Fibrin. Die rothe Flüssigkeit gerinnt nun nicht, und führt den Namen geschlagenes oder defibrinirtes Blut.

Die microscopische Untersuchung des ungeronnenen Blutes

zeigt, dass das Blut aus zahllosen, kleinen, stark gefärbten Körperchen besteht, den Blutkörperchen, welche in einer wenig gefärbten Flüssigkeit, der Blutflüssigkeit oder dem Blutplasma, suspendirt sind. Die Blutkörperchen erscheinen in dickerer Schicht roth und heissen daher rothe Blutkörperchen, in dünner Schicht, oder einzeln, grünlichgelb; sie sind offenbar die Ursache der rothen Blutfarbe. Das defibrinirte Blut zeigt denselben microscopischen Anblick wie das natürliche; der Blutkuchen dagegen zeigt die Blutkörperchen in eine farblose, fasrige oder häutige Masse eingehüllt, welche mit dem Faserstoff identisch ist. Hieraus folgt unmittelbar, dass der Faserstoff die Ursache der Blutgerinnung ist; bei ruhigem Gerinnen des Blutes ist die Ausscheidung des Faserstoffs gleichmässig in der ganzen Blutmasse vertheilt und bei der Zusammenziehung des Gerinnsels nimmt dasselbe die suspendirten Körperchen mit (wie das Klärungsgerinnsel der Zuckerraffinerien die suspendirten Staubtheilchen), und bildet mit ihnen den Blutkuchen. Beim Schlagen dagegen sammelt sich das Gerinnsel für sich an dem schlagenden Stabe, und die Blutkörperchen bleiben in der Flüssigkeit suspendirt.

Zur völligen Aufklärung der Gerinnung ist noch zu entscheiden, ob der Faserstoff aus dem Plasma oder aus den Blutkörperchen stammt. Hierzu ist eine Trennung beider letzteren vor der Gerinnung erforderlich. Durch Filtration gelingt dieselbe nur bei sehr grossen Blutkörperchen, z. B. beim Froschblut, wenn man das Blut mit einer 2procentigen Zuckerlösung verdünnt; das farblose Filtrat scheidet Fibrin ab, welches also nur aus dem Plasma stammen kann. Besser als durch diesen (von Joh. Müller herrührenden) Versuch wird das Gleiche bewiesen durch die Gerinnung solchen Blutes, in welchem sich die Blutkörperchen vor der Gerinnung durch ihre Schwere etwas gesenkt haben; dies geschieht normal beim Pferdeblut, und kann künstlich durch Abkühlung des Blutes, welche die Gerinnung verzögert, herbeigeführt werden. Die oberste, körperchenfreie Plasmaschicht liefert dann ebenfalls eine Schicht des Blutkuchens, welche natürlich nicht roth ist, sondern gelblich, und nur aus Faserstoff besteht. Diese „Speckschicht" oder Speckhaut beweist, dass das Plasma für sich Fibrin liefert. Folglich ist die nach der Gerinnung auftretende gelbe Flüssigkeit, das Serum, nicht identisch mit dem Plasma, sondern Plasma minus Fibrin, und die ganze Scheidung bei der Gerinnung lässt sich durch folgende Schemata darstellen:



Weiteres über die Umstände, das Wesen und die Ursache der Blutgerinnung s. unter Plasma.

2. Die rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen sind runde, in der Mitte verdünnnte (biconcave) Scheiben; ihr grösster Durchmesser beträgt durchschnittlich $^1/_{126}$ mm. Sie sind sehr weich, biegsam und elastisch; weder eine Membran noch ein Kern ist an ihnen nachzuweisen, so dass man sie nicht als Zellen bezeichnen kann. Im entleerten Blute des Menschen haben sie die Neigung, sich zu geldrollenartigen Säulchen zu vereinigen. Im stehenden Blute senken sie sich sehr allmählich zu Boden, weil sie etwas schwerer sind, als das Plasma; die Gerinnung unterbricht diese Senkung, im defibrinirten Blute vollzieht sie sich etwas vollständiger.

Die Blutkörperchen der Säugethiere sind mit Ausnahme der elliptischen des Kameels ähnlich den menschlichen. Die der Vögel, Amphibien und Fische sind elliptisch, biconvex und haben Kerne, manche auch Kernkörperchen; sie sind ferner grösser als die der Säugethiere, am grössten (bis zu $^1/_{16}$ mm. bei Proteus) die der nackten Amphibien. In der gleichen Thierclasse haben in der Regel die grösseren Thiere grössere Blutkörperchen; doch giebt es hiervon bemerkenswerthe Ausnahmen; so sind die Blutkörperchen des Menschen viel grösser als die der grössten Wiederkäuer. — Fast alle Wirbellosen, und von den Wirbelthieren der Amphioxus lanceolatus, haben farbloses oder gelbliches Blut, mit farblosen Körperchen von mannigfacher Gestalt, doch besitzen einige auch rothes Blut mit ähnlichen Farbstoffen wie das der Wirbelthiere.

Die Anwesenheit der rothen Blutkörperchen ist nicht allein die Ursache der rothen Farbe, sondern auch der Undurchsichtigkeit des Blutes. Durch eine Anzahl von Mitteln lässt sich der rothe Farbstoff von den Blutkörperchen trennen, wobei er sich im Plasma löst und dieses roth färbt; das Blut wird hierdurch in dünnen Schichten durchsichtig („lackfarben“ Rollett), gleichzeitig aber dunkler, weil die Reflexion von den hohlspiegelartigen rothen Scheiben wegfällt; umgekehrt wird das Blut heller roth, wenn die Blutkörperchen durch Zusatz von Salzen zusammenschrumpfen und dadurch das reflectirte Licht mehr concentrirt wird. Die Blutkörperchen schwellen bei der

Entfärbung zugleich vom Rande her auf (Hermann) und werden endlich kugelig; der entfärbte sehr blasse kugelige Rest des Körperchens heisst das Stroma (Rollett).

Die erwähnten entfärbenden Einwirkungen sind: Verdünnen des Blutes mit Wasser, Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes (Rollett), Durchleiten electrischer Entladungsschläge (Rollett), Entgasung des Blutes (s. unten), Behandlung mit gallensauren Salzen (v. Dusch), Aether (v. Wittich), Chloroform (Böttcher), kleinen Mengen Alkohol (Rollett), Schwefelkohlenstoff (Hermann). Ausser der erstgenannten und der Entgasung, lösen alle diese Einwirkungen bald nach der Entfärbung auch das Stroma im Plasma auf, zuweilen mit Hinterlassung eines klebrigen Körnchens.

An den kernhaltigen Blutkörperchen der Amphibien lässt sich durch Borsäure eine rothe, den Kern enthaltende Masse im Zusammenhange aus dem farblos zurückbleibenden Stroma austreiben; man muss also annehmen, dass jene zu Bewegungen fähige Masse (das „Zooid") in die Poren des farblosen Stroma („Oecoid") infiltrirt sei (Brücke).

Die Zahl der rothen Blutkörperchen ist so gross, dass sie im Blute dicht gedrängt sind, und ein Kubik-Millimeter mehrere Millionen enthält.

Zur Zählung wird entweder ein bekanntes sehr kleines Volumen Blut mit indifferenter Flüssigkeit verdünnt, und auf einem quadratisch eingetheilten Objectträger durchgezählt, oder in bekanntem Verhältniss verdünntes Blut in ein Capillarrohr von bekanntem Querschnitt gebracht, und in gemessenen Längen successive unter dem Microscop die Zahl ermittelt. Da die Fehler sich stark multipliciren, sind die ermittelten Werthe unsicher. Durch Herstellung von stark vergrösserten, möglichst ähnlichen Modellen der Körperchen lässt sich auch Oberfläche und Rauminhalt eines einzelnen Körperchens, sowie ihrer Summe in einem Blutvolum abschätzen. Einige Resultate giebt folgende Tabelle nach Welcker:

Thierart:	1 Blutkörperchen hat:				1 Cub.-mm. Blut enthält:			
					Blutkörperchen:			Plasma:
	Länge	Breite	Oberfl.[1])	Volum[2])	Zahl	Oberfl.[3])	Volum[4])	Volum[4])
Mensch	0,0077		128	72	5000000	640	0,36	0,64
Ziege (8 Tage alt) .	0,0054		56	20	9720000	545	0,20	0,80
Lama	0,0080	0,0040	64	26	13900000	893	0,37	0,63
Buchfink	0,0124	0,0075	162	88	3600000	592	0,32	0,68
Lacerta agilis	0,0159	0,0099	274	201	1420000	387	0,28	0,72
Rana temporaria . .	0,0220	0,0156	602	644	404000	243	0,26	0,74
Proteus anguineus .	0,0582	0,0337	3444	9200	36000	124	0,33	0,67
Tinca Chrysitis . . .	0,0128	0,0102	—	—	—	—	—	—

[1]) In Millionstel Quadrat-mm.

[2]) In Tausendmillionstel Cub.-mm.

[3]) In Quadrat-mm.

[4]) In Cub.-mm.

Die grosse Blutkörperchenoberfläche in einem Cub.-mm. Blut ist sehr bemerkenswerth, besonders für die Athmung. Beim Menschen würde (für 6 Liter Blut) die Gesammt-

oberfläche aller Blutkörperchen 3840 Quadratmeter betragen, d. h. das 2560fache der Körperoberfläche.

Die chemischen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen sind folgende:

1. Das *Hämoglobin* (syn. Hämatoglobulin, Hämatokrystallin), ein rother, eisenhaltiger Farbstoff, in Wasser wenig löslich, viel leichter in verdünnten Alkalien. Der Farbstoff ist in den farblosen Rest des Blutkörperchens wahrscheinlich nicht einfach mechanisch infiltrirt, sondern an andre Bestandtheile chemisch gebunden.

Das Hämoglobin ist eine gefärbte Eiweissverbindung, von nur unvollkommen bekannter Zusammensetzung. Das des Hundeblutes besteht (Hoppe-Seyler) aus

C	53,85	pCt.
H	7,32	„
N	16,17	„
O	21,84	„
S	0,39	„
Fe	0,43	„

Es zerfällt sehr leicht unter Auftreten eines anscheinend dem Globulin (s. unten) am nächsten stehenden Eiweisskörpers (der aber nicht wie Globulin durch Sauerstoff gelöst wird) und eines Farbstoffs, Hämatin. Dieser Zerfall wird bewirkt durch alle eiweisscoagulirenden und eiweissfällenden Einflüsse (Hitze, Alkohol, Mineralsäuren), ausserdem durch alle, auch die schwächsten Säuren (selbst Kohlensäure, bei Gegenwart von viel Wasser), endlich durch starke Alkalien. Die verschiedenen rothblütigen Thiere enthalten verschiedene Hämoglobine, deren Unterschiede bis jetzt nur in der Krystallisirbarkeit gefunden sind. Ueber die Farbe und das spectrale Verhalten s. bei den Blutgasen in der Athmungslehre.

Krystalle des Hämoglobins, die sog. Blutkrystalle (meist rhombische Prismen oder Tafeln, seltner, z. B. beim Meerschweinchenblut, rhombische Tetraeder), erhält man durch Zerstörung der Blutkörperchen (mit Wasser, Aether, gallensauren Salzen, s. oben), und Eindunstung oder Abkühlung der jetzt durchweg rothgefärbten (lackfarbenen) Flüssigkeit. Leicht krystallisiren Hunde-, Pferde-, Meerschweinchen-, Vögelblut, schwer Menschen-, Kaninchen-, Schafblut, und anscheinend gar nicht Rinds- und Schweineblut.

Das gefärbte Spaltungsproduct des Hämoglobins, das Hämatin ($C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}$ Hoppe-Seyler), welches im Körper für sich nicht vorkommt, ist ein krystallinischer, getrocknet blauschwarzer, metallglänzender Farbstoff, in Wasser und Alkohol nicht löslich, wohl aber in wässrigen oder alkoholischen Säure- und Alkalilösungen, in welchen

er jedoch Zersetzungen erleidet; die sauren Lösungen sind braun, die alkalischen dichroitisch: in dünnen Schichten grün, in dickeren roth.

Die Hämatinlösungen zeigen im Spectralapparat hauptsächlich einen Absorptionsstreifen im Roth, dessen Lage in sauren und alkalischen Lösungen verschieden ist. Bei Behandlung mit Reductionsmitteln treten zwei andere Absorptionsstreifen neben einander in Gelb auf, nicht zu verwechseln mit den beiden Streifen des O-Hämoglobin (s. Cap. II.). — Aus Lösungen in starker Essigsäure (Eisessig) krystallisirt das Hämatin in rhombischen Tafeln, welche bei Gegenwart von Chloriden aus salzsaurem Hämatin $C_{68}H_{70}N_8Fe_2O_{10}.2HCl$ (Hoppe-Seyler) bestehen; diese sog. Häminkrystalle können zur Erkennung des Blutes dienen (Teichmann). — In concentrirten Mineralsäuren wird Eisen vom Hämatin abgespalten (Scherer); der entstehende Farbstoff führt die Namen „eisenfreies Hämatin" (Mulder & van Goudoever), Hämatoporphyrin ($C_{68}H_{74}N_8O_{12}$ Hoppe-Seyler), Hämatoin (Preyer). — In alkoholischer Lösung mit Zinn und Salzsäure reducirt, liefert das Hämatin Urobilin (Hoppe-Seyler).

Nach neueren Angaben (Hoppe-Seyler) entsteht bei der Spaltung des Hämoglobins unter Luftabschluss zunächst ein purpurfarbiger Körper mit 4 Absorptionsstreifen, das „Hämochromogen", der bei O-Zutritt sofort in Hämatin übergeht.

Im Organismus liefert das Hämoglobin noch andere gefärbte Producte als die genannten künstlichen, so das Hämatoidin, Bilirubin etc. Ueber diese vgl. unter Galle, Harn etc. Ueber das Verhalten des Hämoglobins zu Gasen s. d. 2. Capitel.

2. Ein durch Kohlensäure fällbarer, durch Luftzuleitung sich wieder lösender Eiweisskörper, das Globulin.

Die Kerne der kernhaltigen Blutkörperchen (s. oben) enthalten eine mucinhaltige Substanz (Brunton) und Nuclein (Miescher).

3. Geringe Mengen in Aether löslicher Substanzen: Fette, Seifen, Cholesterin, Lecithin und dessen Zersetzungsproducte (Glycerinphosphorsäure etc.).

4. *Salze*, namentlich Kali- und Phosphorsäure-Verbindungen, wenig Chloride, sehr wenig oder gar kein Natron.

5. *Wasser*.

6. *Gase*; dieselben werden bei der Athmungslehre besprochen.

3. Die farblosen Blutkörperchen.

Neben den rothen enthält das Blut regelmässig auch eine viel geringere Zahl farbloser Blutkörperchen (Lymphkörperchen), kuglige kernhaltige Zellen, mit etwas granulöser, maulbeerförmiger Oberfläche, grösser als die rothen (etwa $^1/_{100}$ mm.). Sie zeigen die grösste Aehnlichkeit mit den Zellen der Lymphe, von denen sie auch grossentheils herstammen. Diese (membranlosen) Zellen zeigen bei

der Körpertemperatur lebhafte Bewegungen: Aussenden und Wiedereinziehen von Fortsätzen, wodurch fremde Körnchen in das Innere eindringen können, ferner Theilungen. Ihre chemischen Bestandtheile sind noch fast unbekannt, vermuthlich sind es, mit Ausnahme des Farbstoffs, nahezu die der rothen. Später anzugebende Gründe werden dafür angeführt, dass die farblosen Blutkörperchen die Vorstufe der rothen sind; Uebergangsformen finden sich im Milzvenenblut.

Die Zahl der farblosen Blutkörperchen ist ungemein schwankend; eins derselben kommt auf 350—700, ja 1250 rothe; im Milzvenenblut steigt ihre Zahl auf 1 : 70 (Hirt).

4. Das Blutplasma und die Blutgerinnung.

Das Plasma, welches man, wie schon erwähnt (p. 35), durch Senkung der Körperchen in abgekühltem Blut, sowie durch den Müller'schen Versuch gewinnen kann, reagirt alkalisch. Seine Bestandtheile sind mit Ausnahme des Fibrins zugleich die des Serums.

1. Das *Fibrin.* Seine Menge ist trotz des grossen Volums, welches es, namentlich anfangs, bei der Gerinnung einnimmt, sehr gering, und, selbst für verschiedene Proben desselben Blutes (S. Mayer), äusserst variabel; im Mittel beträgt sie etwa 0,2 pCt. des Blutes. Seitdem es gelungen ist, aus gewissen, aus Plasma und anderen thierischen Flüssigkeiten darstellbaren Eiweisskörpern, den Fibringeneratoren, eine Fibrincoagulation künstlich herbeizuführen, wird angenommen, dass das Fibrin nicht als solches im Blute präexistirt, sondern erst bei der Blutgerinnung sich bildet, und zwar unter der Einwirkung eines Fermentes, welches gleichzeitig entsteht (A. Schmidt).

Nach A. Schmidt giebt es zwei Fibringeneratoren, die „fibrinogene" und die „fibrinoplastische" Substanz. Dieselben sind auch in vielen anderen normalen und pathologischen Flüssigkeiten enthalten, z. B. in Lymphe, Chylus, Liquor pericardii, Hydroceleflüssigkeiten u. s. w.; die beiden ersteren bilden auch das Ferment, coaguliren also spontan, aber langsamer als Blut; die übrigen bilden kein Ferment, gerinnen daher nur auf Zusatz desselben oder Blutzusatz. — Die fibrinogene und fibrinoplastische Substanz stehen dem Globulin (p. 30, 39) am nächsten; aus ihrer natürlichen Lösung im Plasma gewinnt man sie durch Zusatz von Wasser und Einleiten von Kohlensäure; die fibrinoplastische Substanz fällt zuerst aus und reisst Ferment mechanisch mit nieder. Beide sind in Alkalien, auch in Säuren, Salzlösungen löslich und lösen sich in Wasser bei Einleitung von Sauerstoff. Das Ferment erhält man durch Ausfällen des Blutes mit Alkohol, und Extrahiren des nach längerer Zeit (damit nicht fibrinoplastische Substanz mit in Lösung gehe) abfiltrirten Niederschlags mit Wasser; unmittelbar aus der Ader in Alkohol einströmendes Blut liefert kein Ferment. Die fibrinogene und fibrinoplastische Sub-

stanz liefern beim Zusammenfügen ihrer Lösungen bei Gegenwart des Ferments das Fibrin als anfangs gelatinöse, später sich zusammenziehende Ausscheidung; die Menge beider Substanzen ist von Einfluss auf die Menge des Fibrins, jedoch in einer noch nicht völlig übersehbaren Weise; die Menge des Ferments ist nur für die Geschwindigkeit der Ausscheidung von Bedeutung. Das Serum enthält noch überschüssige fibrinoplastische Substanz (Rind 0,7—0,8, Pferd 0,3—0,6 pCt.). Gegenwart von unkrystallisirtem Hämoglobin, Kohle, Platin etc. beschleunigt die Fibrinbildung, wenn im Uebrigen alle Bedingungen erfüllt sind. Werden die Lösungen der Fibringeneratoren und des Fermentes vor der Vereinigung durch Wasserstoff O-frei gemacht, so bildet sich kein Fibrin. Sind die Lösungen der Fibringeneratoren durch Diffusion salzfrei gemacht, so liefern sie unter der Einwirkung des Ferments keine Fibrinausscheidung, sondern ein lösliches Zwischenproduct. Als Bildungsstätte des Ferments sind neuerdings die absterbenden farblosen Blut- und Lymphkörper erkannt worden; dieselben enthalten auch fibrinoplastische Substanz. Die Fibrinbildung ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, ein chemisch noch sehr unverständlicher Vorgang.

Neuerdings wird angegeben (Heynsius), dass auch die (ausgewaschenen) Blutkörperchen Fibrin liefern; nach Andern (Landois) ist dies „Stromafibrin" vom „Plasmafibrin" verschieden. — Das Embryonalblut ist im Anfang nicht gerinnungsfähig (Boll).

Der Ablauf der Blutgerinnung im entleerten Blute ist oben schon im Allgemeinen geschildert worden. Er erfolgt bei Vögeln fast augenblicklich, bei Säugethieren langsamer, beim Pferde besonders langsam (nach 5—13 Minuten), beim Menschen nach 1—6 Minuten, beim Frosche noch langsamer als bei Säugern. Er wird beschleunigt durch höhere Temperaturen und durch Berührung des Blutes mit fremden Körpern (z. B. beim Schlagen), auch mit Luft (in offenen Gefässen gerinnt das Blut schneller als über Quecksilber). Die Gerinnung wird verhindert durch den Zusatz von Alkalien oder alkalisch reagirenden Salzen, sowie durch Ausfällung der fibrinoplastischen Substanz (durch Kohlensäure oder andere schwache Säuren).

Die Ursache der Blutgerinnung, resp. ihres Ausbleibens im Leben, ist noch nicht genügend aufgeklärt. Nur die Thatsache ist festgestellt, dass das Blut flüssig bleibt (d. h. dass das Fibrinferment sich nicht entwickelt), so lange es mit der lebenden Gefässwand in innige Berührung kommt (Brücke). Diese Berührung fällt fort nach der Entleerung, beim Tode des ganzen Thieres, und im lebenden Thiere, sobald das Blut in einem Gefässe stagnirt.

In einer stagnirenden Blutsäule sind nur die Wandschichten des Blutes mit der Gefässwand in Berührung, während die Circulation in den Capillaren jedes Bluttheilchen mit Gefässwänden in Contact bringt. Entleertes Blut bleibt in einem pulsirenden Froschherzen flüssig (Brücke). Die Blutgerinnung ist für den

Organismus wichtig, indem sie die Oeffnungen verletzter Gefässe verstopft, und so der Blutung Einhalt thut.

Die Blutgerinnung kann als eine Erscheinung des Absterbens des Blutes bezeichnet werden, und ist wahrscheinlich nur ein Theil complicirterer, grösstentheils noch unbekannter Veränderungen. Auf solche deutet die Thatsache, dass die alkalische Reaction des Blutes bis zur Gerinnung beständig abnimmt (Pflüger & Zuntz), also eine Säurebildung stattfindet. Zugleich finden gewisse Aenderungen im Gasgehalt statt (s. Cap. II.). Auf tiefere chemische Umsetzungen deutet auch die geringe bei der Gerinnung beobachtete Wärmebildung (Schiffer), für deren Erklärung die Aenderung des Aggregatzustandes bei der geringen Menge des Fibrins wohl kaum ausreicht. Auf galvanische Vorgänge beim Absterben des Blutes deuten die bei Gelegenheit des Muskelstroms zu erwähnenden Ströme bluthaltiger Froschdrüsen.

2. *Andere Eiweisskörper,* d. h. solche welche auch im Serum enthalten sind. Die Hauptmasse (über 6—7 pCt. des Plasma) bildet das gewöhnliche Albumin. Nach Ausfällung desselben durch Hitze liefern Essigsäure und (nach Verdünnen mit Wasser) Kohlensäure weitere Eiweissfällungen, von denen die ersteren als von Alkalialbuminat oder Serumcasein (s. p. 28) herrührend angesehen werden, während die letzteren zu den Globulinen gehören und mit den Fibringeneratoren identisch sind; auch nach der Gerinnung enthält, wie schon erwähnt, das Serum noch Globulin (fibrinoplastische Substanz).

3. *Kreatin, Sarkin, Harnstoff, Carbaminsäure* (?), zuweilen auch Hippursäure, sämmtlich in sehr geringer Menge (sogenannte Extractivstoffe).

4. *Traubenzucker,* in geringer und nach dem Orte verschiedener Menge (Näheres s. bei der Lehre vom Leberzucker).

5. *Fette, Fettsäuren, Cholesterin, Lecithin,* die Fette theils mittels der Seifen gelöst, theils emulgirt, ebenfalls nur in geringer, übrigens schwankender Menge (0,1—0,2 pCt.).

6. Ein, jeder Blutart eigenthümlicher *Riechstoff.*

7. Ein gelber *Farbstoff.*

8. *Salze,* und zwar vorwiegend Natriumsalze, Chloride und Carbonate, also besonders Kochsalz und Natriumcarbonat.

9. *Wasser.*

10. *Gase;* dieselben werden bei der Athmungslehre besprochen.

5. Quantitative Zusammensetzung und Menge des Blutes.

Das Verhältniss der Blutkörperchen zum Plasma ist dem Gewichte nach nur schwer auf Umwegen zu bestimmen (über Schätzungen des

Volumverhältnisses s. oben p. 37). Die angegebenen Zahlen schwanken von 53 : 47 bis 33 : 67. Die Analysen des Plasma für sich sind genauer, als die der Körperchen für sich, weil man zwar leicht Plasma (oder Serum) ohne Körperchen, aber kaum Körperchen ohne Serum gewinnen kann.

Als Beispiel mögen folgende Analysen venösen Blutes dienen (aus Hoppe-Seyler's Laboratorium):

		Pferd	Hund
In 100 Th. Blut	Körperchen	32,6	38,3
	Plasma	67,4	61,7
In 100 Th. Körperchen	Feste Stoffe	43,5	—
	Wasser	56,5	—
In 100 Th. Plasma	Feste Stoffe	9,2	7,9
	Fibrin	1,0	0,2
	Albumin	7,8	6,1
	Fette	0,1	0,2
	Extractivstoffe	0,4	0,4
	Lösliche Salze	0,6	0,8
	Unlösl. Salze	0,2	0,2
	Wasser	90,8	92,1

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird für den Hund zu 13,8, für den Menschen zu 11,5—15 pCt. angegeben.

Man unterscheidet zwei Arten von Blut, das hellrothe arterielle und das dunkelrothe venöse Blut; das Wesentliche ihres Unterschiedes wird bei der Athmung angegeben. Während das arterielle Blut überall im Körper die gleiche Zusammensetzung besitzt, ist das venöse Blut verschieden zusammengesetzt, je nach dem Organe, aus dem es herauskommt. Auch diese Unterschiede werden später erörtert werden.

Die Menge des Blutes bestimmt man am besten (Welcker, Heidenhain), indem man das freiwillig ausfliessende Blut des enthaupteten Körpers auffängt, und den in den Gefässen bleibenden Rest durch Ausspritzen der Gefässe und Auslaugen des zerstückelten Körpers mit Wasser gewinnt; der Blutgehalt des Spülwassers wird ermittelt durch Verdünnen einer gemessenen Blutprobe bis zu gleicher Färbung mit dem Spülwasser. Das Hämoglobin der Muskeln muss in Abzug gebracht werden. Der Blutgehalt einzelner Glieder kann nach Abtrennung in gefrorenem Zustande oder plötzlicher Abbindung intra vitam bestimmt werden.

Die Blutmenge ist beim Menschen zu 7—8 pCt. des Körpergewichts bestimmt worden (Bischoff, von Anderen bis 12,5 pCt.). Beim Hunde beträgt sie 8—9 pCt., beim Kaninchen weniger. Bei letzterem enthalten die Muskeln nur 2,5, die Eingeweide 20,9 pCt.

Blut (J. Ranke). Dass neugeborene Thiere und Menschen wesentlich blutärmer seien, als erwachsene, wird bestritten.

Durch Entziehung (Aderlass) und Einspritzung (Transfusion) kann die Blutmenge erheblich verändert werden. Bemerkenswerth ist, dass jedes Thier im Allgemeinen nur das Blut seiner eigenen Art in seinen Gefässen verträgt; Transfusion fremdartigen Blutes bewirkt tödtliche Erkrankung. Die wesentliche Ursache der letzteren liegt in schneller Zerstörung der fremden Blutkörper, deren Farbstoff durch die Nieren (die sich dabei entzünden) in den Harn übergeht, und deren klebrige Reste Kreislaufsstörungen bewirken (Panum u. A.). Ein Hund wird getödtet durch 2 p. mille seines Gewichtes Schweine- oder Kalbsblut, 12 p. m. Lammblut, 20—25 p. m. Hühnerblut (Ponfick).

6. Allgemeine Bedeutung des Blutes.

Das Blut kreist beständig durch alle Organe des Körpers und steht mit denselben in lebhaftem Stoffaustausch. Im Allgemeinen kann ein Organ auf keinem anderen Wege Stoffe aufnehmen und ausgeben als aus dem Blute und an das Blut. Das letztere ist daher der Vermittler des ganzen Stoffverkehrs zwischen den Organen, und hierin, nicht etwa in eigener Vollziehung chemischer Umsetzungen, welche noch nie mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, liegt seine Bedeutung. Die Einfuhr und Ausfuhr von Stoffen vollzieht auch der Gesammtorganismus so, dass das Blut diese Stoffe in gewissen Organen von aussen empfängt oder nach aussen abgiebt. Besonders klar ist die stofftransportirende Rolle des Blutes bei der Athmung erwiesen.

7. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung.

Schon oben (p. 34) ist angegeben, dass das Blut aus Arterien in starkem Strahl, d. h. unter hohem Druck, aus Venen ohne Druckerscheinungen ausfliesst, was darauf deutet, dass die Arterien unter unmittelbarerer Einwirkung einer Triebkraft stehen. Oeffnet man eine Arterie, so strömt das Blut meist nur aus ihrem centralen, dem Herzen näheren Ende aus, comprimirt man eine Arterie, so schwillt das centrale Stück an, das peripherische ab (wenn nicht collaterale Verbindungen in der Nähe sind), und in allen peripherischer gelegenen Zweigen desselben steht das Blut still, und fliesst bei Verletzungen nicht aus. In den Arterien strömt also das Blut beständig unter dem Drucke des Herzens nach den feineren Aesten und Zweigen und nach den Capillaren. Umgekehrt ist es bei den Venen; hier fliesst das Blut aus dem peripherischen Ende aus, und bei localer Compression schwillt das peripherische Stück an, das centrale ab, und in letzteren

steht das Blut still. In den Venen strömt also das Blut von den Capillaren nach den Zweigen und Stämmen und so zum Herzen. Diese Sätze gelten sowohl für das Körper- als für das Lungengefässsystem.

Da nun die Körpervenen durch die rechte Herzhälfte mit den Lungenarterien, und die Lungenvenen durch die linke Herzhälfte mit den Körperarterien communiciren, so vollzieht das Blut unaufhörlich einen einzigen Kreislauf, in welchem jedes Bluttheilchen abwechselnd Capillaren des Körpers und Capillaren der Lunge passiren muss.

Das Blut hat hellrothe, arterielle Beschaffenheit in den Lungenvenen, in der linken Herzhälfte und in den Körperarterien, dunkelrothe, venöse Beschaffenheit in den Körpervenen, in der rechten Herzhälfte und in den Lungenarterien. Die Verwandlung arteriellen Blutes in venöses geschieht also in den Körpercapillaren, der umgekehrte Process in den Lungencapillaren.

Obwohl die ganze Blutbewegung ein einziger Kreislauf ist, wird doch oft missbräuchlich der Abschnitt vom linken Herzen durch die Körpercapillaren zum rechten Herzen als grosser oder Körper-Kreislauf, der andere als kleiner oder Lungen-Kreislauf bezeichnet. — Ein Theil des Körpervenenblutes, nämlich das aus den Capillaren des Magens, des Darmes und der Milz kommende, vereinigt sich in einem Venenstamm (Pfortader), welcher nicht ohne Weiteres zum rechten Herzen geht, sondern erst zu einem zweiten Capillarsystem sich in der Leber, wie eine Arterie, verzweigt; erst aus diesem gelangt das Blut in die direct zum Herzen führenden Venen; auch dieser Abschnitt des Gefässsystems wird missbräuchlich als Pfortader-Kreislauf bezeichnet.

Wird das Herz abgebunden oder zum Stillstand gebracht, so steht alsbald das Blut in allen Theilen des Gefässsystemes still, nachdem die vorhandenen Spannungsunterschiede sich durch die Elasticität der Gefässwände ausgeglichen haben. Die Herzbewegung ist also die Triebkraft, welche den Kreislauf unterhält.

8. Die Herzbewegung.

Das Herz besteht aus zwei vollständig getrennten, übereinstimmend gebauten musculösen Hohlorganen, deren jedes durch rhythmische Zusammenziehungen und ventilartige Vorrichtungen seinen Inhalt in bestimmter Richtung durch sich selbst hindurchbefördert. Die rechte Herzhälfte ist, wie aus der allgemeinen Uebersicht hervorgeht, in die venöse, die linke in die arterielle Hälfte des Blutkreislaufs eingeschaltet; jene befördert das aus dem Körper kommende, durch die Hohlvenen einströmende Blut in die Lungenarterie, diese das aus den Lungen durch die Lungenvenen zurückkehrende in die Aorta. Jede

Herzhälfte besteht aus einer dünnwandigen Vorkammer (Vorhof, Atrium), die das einströmende Blut zunächst aufnimmt, und einer dickwandigen Kammer (Ventrikel), die es in die Arterie presst.

Die Muskelfasern, welche den grössten Theil der Herzwand bilden, sind, obgleich dem Willen gänzlich entzogen, quergestreift und, abweichend von fast allen übrigen, verzweigt und unter einander netzartig zusammenhängend. Jede Faser besteht aus einer grossen Anzahl aneinandergereihter Muskelzellen, deren Grenzen an den Herzen verschiedener Thiere bald mehr bald weniger deutlich sind. Die Fasern bilden mehrfache, verschieden gerichtete, zum Theil spiralig gewundene Schichten: die der Ventrikel entspringen von den faserknorpeligen Ringen an den Vorhofsgrenzen, und setzen sich theils ebendaselbst wieder an, theils, nachdem sie sich in die Mm. papillares umgeschlagen, an die Chordae tendineae der Klappen. Die Muskeln der Vorhöfe sind völlig von denen der Kammern getrennt; dagegen gehen viele Fasern von der rechten Herzhälfte auf die linke über. Diese Muskelanordnung erklärt es, dass stets beide Vorhöfe oder beide Ventrikel sich gleichzeitig contrahiren, während Vorhof und Ventrikel in ihrer Thätigkeit von einander unabhängig sind.

Das Herz der Säugethiere und der Vögel verhält sich wie das menschliche. Bei den beschuppten Amphibien communiciren beide Kammern, bei den nackten ist überhaupt nur Eine vorhanden; bei jenen entspringt Aorta und Lungenarterie aus dem gemeinsamen Kammerraum, bei den nackten entspringt nur Ein Gefäss aus der Kammer, welches sowohl dem Körper als den Lungen Blut zuführt. Das Herz der Fische und der Batrachierlarven entspricht überhaupt nur der rechten menschlichen Herzhälfte (eine Kammer und eine Vorkammer); in die arterielle Kreislaufhälfte ist kein Herz eingeschaltet, so dass die Kiemenvenen direct in die Aorta descendens übergehen. — Bei den Wirbellosen, wo meist kein abgeschlossenes Gefässsystem existirt, kommt ein eigentliches Herz mit Kammern und Vorkammern nur in wenigen Abtheilungen vor; in anderen ist nur ein offener mit Klappen versehener Schlauch vorhanden (z. B. das Rückengefäss der Insecten); andere haben gar nichts dergleichen.

Die rhythmischen Bewegungen des Herzens bestehen in einer abwechselnden Zusammenziehung der Vorkammern und Kammern. Die beiden Herzhälften arbeiten durchaus parallel und gleichzeitig. Während der Zusammenziehung (Systole) beider Vorkammern geschieht die Erschlaffung (Diastole) beider Kammern, und umgekehrt; die Systole der Kammern erfolgt unmittelbar auf die der Vorkammern; dagegen bleibt nach der Kammersystole eine kleine Pause bis zur nächsten Systole der Vorkammern; die Systole der Vorkammern dauert ferner kürzere Zeit, als die der Kammern. Näheres über diese Zeitverhältnisse s. unten.

Die eigentliche Pumparbeit des Herzens besteht in der Systole der Ventrikel; der Anfang derselben vermehrt plötzlich den Druck ihres Inhalts, wodurch die Atrioventricularklappen sich schliessen. Der Klappenverschluss wird durch die gleichzeitige Contraction der

Papillarmuskeln noch befestigt, und die Zusammenziehung der Kammern presst nun deren ganzen Inhalt mit grosser Kraft in die Arterien (Aorta und Pulmonalis). Sowie die Systole aufhört, verschliesst der hohe Druck in den Anfängen der Arterien die Semilunarklappen, so dass ein Rücktritt des Blutes in die erschlafften Ventrikel unmöglich ist.

Die Atrioventricularklappen, rechts die Tricuspidalis, links die Bicuspidalis oder Mitralis, bestehen aus 3 resp. 2 häutigen Platten, die mit breiter Basis an den Wänden der Grenzöffnung, mit ihren freien Rändern durch die Chordae tendineae an den Mm. papillares befestigt sind. In der Ruhe hängen sie schlaff in den Ventrikel herab. Sobald aber im Ventrikel ein höherer Druck herrscht, als im Vorhof, treibt sie der Rückstrom nach oben, entfaltet sie, und da ihr Umschlagen in den Vorhof durch die Chordae verhindert ist, so werden ihre inneren Ränder an einander gepresst, so dass ein vollständiger Verschluss zu Stande kommt. — An dem Schlusse der Atrioventricularklappen sind die in ihrem Basaltheil liegenden Muskeln wahrscheinlich betheiligt, indem sie durch Verkürzung der Klappen sie von der Ventrikelwand abheben, und so erst ihre Entfaltung durch den Blutdruck ermöglichen (Paladino). Ein Theil dieser Muskeln steht mit der Vorhofsmusculatur, ein anderer mit der Kammermusculatur in Zusammenhang, so dass sie vermuthlich sowohl mit dem Ende der Vorhofssystole als mit dem Anfang der Kammersystole sich contrahiren. — Die Bedeutung der Papillarmuskeln scheint wesentlich darin zu liegen (Hermann), dass sie die Annäherung zwischen Basis und Spitze des Ventrikels, welche die Chordae schlaff machen würde, durch ihre Verkürzung compensiren.

Die Semilunarklappen sind je drei am Umfange des Arterieneingangs angeheftete wagentaschenartige Häute. Dem in die Arterien einströmenden Blute setzen sie keinen Widerstand entgegen. Sobald aber der Druck in den Arterien grösser wird, als in den Ventrikeln, schlagen sie sich nach innen und stossen mit ihren Rändern aneinander, die nun einen dreistrahligen Stern bilden; in dieser Lage bilden sie einen festen Verschluss gegen die Ventrikel.

Die Lage der Semilunarklappen in der Systole und ihr Verhalten zu den in dem Sinus Valsalvae der Aorta entspringenden Coronararterien ist Gegenstand einer Controverse. Die Einen (Scaramuzzi, Thebesius, Brücke) behaupten, dass die Klappen in der Systole der Wand anliegen, also die Zugänge zu den Coronararterien verschliessen, so dass letztere erst während der Diastole mit Blut gespeist werden; die Folge sei ein leichteres Eindringen des Blutes in die Herzsubstanz (während ihrer Erschlaffung), und eine Ausdehnung des diastolischen Ventrikels durch Turgescenz seiner Wandungen, wodurch eine active Aspiration auf das vom Vorhof einströmende Blut ausgeübt würde („Selbststeuerung des Herzens" Brücke); auch lässt sich der Blutreichthum der Herzwand in der Diastole und die Blutarmuth in der Systole direct nachweisen (Klug). Andere (Hamberger, Hyrtl, Rüdinger, Oehl, Ceradini u. A.) erheben hiergegen hauptsächlich folgende Einwände: 1) Die Klappen seien in der Systole nicht an die Wand angedrückt, sondern sehnenförmig über die Sinus hinweg gespannt, 2) die Coronararterien spritzen, wenn man sie anschneidet, hauptsächlich während der Systole, und zwar

aus dem centralen Ende, 3) der Durchgang durch Muskelcapillaren findet während der Contraction weniger Widerstand als während der Erschlaffung (vergl. die Muskelphysiologie), 4) das Herzlumen wird durch Injection in die Coronararterien nicht vergrössert, sondern verkleinert. Nach den neuesten Untersuchungen (Ceradini) soll der diastolische Schluss der Klappen nicht durch eine Regurgitation, sondern im Moment der Unterbrechung des systolischen Axenstroms durch die jetzt frei werdende Spannung an der Peripherie des Bulbus stattfinden, wo während des Durchströmens der Druck grösser ist als in der sich schnell bewegenden Axenschicht.

Während der Diastole der Kammern füllen sich dieselben aus den Vorhöfen wieder mit Blut. Früher glaubte man, dass letzteres durch die Systole der Vorhöfe eingepresst werde, indess ist eine pumpenartige Wirkung der Vorhöfe unverständlich, weil dieselben keine Eingangsklappen an den Venenmündungen haben; auch würde der Zweck zweier hinter einander arbeitenden Pumpenstiefel unbegreiflich sein. Viel verständlicher ist die (zuerst von Skoda ausgesprochene) Ansicht, dass die Vorkammer nur ein Venenende mit variablem Lumen darstellt, welche es ermöglicht, dass das Venenblut ununterbrochen in das Herz einströmt, indem während des Schlusses der Atrioventricularklappen der Vorhof sich erweitert, und nach Oeffnung derselben das unterdess beherbergte Blutquantum durch seine Systole nachträglich in den Ventrikel ergiesst. Für diese Ansicht spricht erstens, dass die Venen nur geringe Spuren cardialer Pulsation zeigen, und zweitens dass der Vorhof bei der Systole nie wirklich blutleer wird. Vielmehr scheint er bei der Systole nur sich zu einem gemeinsamen Stamm der einmündenden Venen zu verengen, und nur das Herzohr, welches auch einen dafür geeigneten trabeculären Bau besitzt, wirklich sich vollkommen zu entleeren.

Das beistehende Schema stellt eine nach Art des Herzens wirkende Pumpe dar, welche durch den vorgesetzten Stiefel A, dessen Querschnitt nur halb so gross

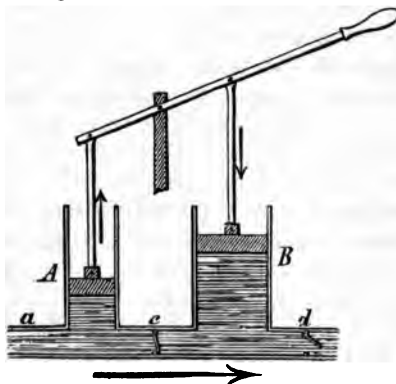


Fig. 1.

ist als der von B, den Strom im Saugrohr a trotz des Pumpens constant hält. B ist die dem Ventrikel entsprechende eigentliche Pumpe mit ihren beiden Klappen c und d. Hätte A denselben Querschnitt wie B, so würde die Einsaugung aus a dadurch, statt auf die Zeit des Kolbenhubs in B (wie es ohne die Vorkammer A sein würde), auf die Zeit des Niedergangs in B verlegt; auf das Herz übertragen würde dies heissen, dass die venöse Ansaugung durch die Vorkammer auf die Zeit der Ventrikelsystole statt auf die der Diastole verlegt würde; schon dies würde wie man leicht findet den Kreislauf, besonders in der Lunge, wesentlich befördern. Hat A genau den halben Querschnitt von B, so wird die Einsaugung genau gleichmässig auf Diastole und Systole von B vertheilt. Ein ähnliches Verhältniss ist beim Herzen anzunehmen, da die venöse Einströmung ununterbrochen ist, und die Vorkammer bei allen Herzen ein beträchtlich kleineres Lumen hat als die Kammer.

Es bleibt nun noch die eigentliche Ursache des Bluteinströmens in das erschlaffte Herz zu untersuchen. Die Ansicht, dass das Herz, oder wenigstens die Kammern, activ durch Muskelwirkung in der Diastole sein Lumen erweitere und dadurch Blut einsauge (Ceradini u. A.), ist unhaltbar, die Erweiterung durch die Blutinjection in die Wand (s. oben p. 47) von Vielen bestritten. Die Hauptursache des Bluteintritts liegt jedenfalls in dem Umstande, dass das Herz und die Gefässstämme unter dem negativen Druck des Thorax stehen (s. die Lehre von der Athmung). Da aber auch bei weit geöffnetem Thorax ein in die Kammer eingeführtes Ventilmanometer bei der Systole einen negativen Druck zeigt (Goltz & Gaule), so ist anzunehmen, dass die leere Kammer durch die Elasticität ihrer Wand ein Lumen zu gewinnen sucht, was sich auch am todten Herzen nachweisen lässt (L. Fick).

Die Venen des Herzens selbst (Coronarvenen) haben an ihrer Mündung in den rechten Vorhof Klappen (Valvula Thebesii u. A.), was sich dadurch erklärt, dass auf diese, ganz im Thorax liegenden Venen die Brustsaugung nicht wirken kann. Dagegen liegen die Wurzeln der Lungenvenen ausserhalb des negativen Druckbereichs, so dass sie keiner Mündungsklappen bedürfen.

An der Brust sieht und fühlt man, meist zwischen der 5. und 6. Rippe, etwas medianwärts einer durch die Brustwarze gezogenen Verticalen, eine mit der Ventrikelsystole synchronische Erhebung oder Erschütterung der Weichtheile, den Herzstoss oder Spitzenstoss, herrührend von einer systolischen Vordrängung der Herzspitze. Für den Herzstoss werden folgende Erklärungen gegeben: 1. (Ludwig) Der schiefe abgeplattete Kegel, den die erschlafften Ventrikel darstellen, geht durch die Systole in einen graden mit runder Basis über; die Aufrichtung der schief nach unten und vorn zielenden Axe muss die Herzspitze nach oben und vorn drängen. 2. (Gutbrod, Skoda)

Das systolische Ausströmen des Blutes nach hinten und oben bewirkt, nach dem Princip der Erhaltung des Schwerpuncts, einen Reactionsstoss nach vorn und unten. 3. (Bamberger) Die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme muss das Herz in gleicher Richtung zurückdrängen; zugleich wird ihre spiralige gegenseitige Umwindung eine geringe Drehung des Herzens bewirken (Kornitzer).

Ob das blutleere Herz einen Spitzenstoss ausführt, was für die erste Erklärung sprechen würde, ist streitig. Beim plötzlichen Zuklemmen der arteriellen Gefässstämme hört der Herzstoss auf (Guttmann, Jahn). Mit Lageveränderungen des Körpers ändert der Stoss ein wenig seine Stelle.

Sowohl am blossgelegten Herzen, wie am Thorax in der Herzgegend, hört man ferner mit dem aufgelegten Ohre oder mittels des Stethoscops je zwei schnell aufeinanderfolgende Töne, die Herztöne. Der erste (systolische) ist dumpf, am stärksten in der Gegend der Kammern hörbar, und hält so lange an wie die Systole der Kammern. Einige schreiben ihn den Schwingungen der gespannten membranösen Atrioventricularklappen zn, Andere erklären ihn für das Muskelgeräusch des Herzen (s. die Muskelphysiologie). Dass das letztere daran betheiligt ist, ergiebt sich daraus, dass man auch am ausgeschnittenen blutleeren Herzen · noch den systolischen Ton hört (Ludwig & Dogiel). Mit geeigneten Resonatoren soll man den kurzen hohen Klappenton und den langen tiefen Muskelton nebeneinander im 1. Herzton wahrnehmen können (Wintrich). Der zweite (diastolische) folgt ihm unmittelbar, fällt also in den Anfang der Kammerdiastole. Er ist kürzer und heller, am stärksten an den Ostia arteriosa, wird durch die grossen Arterien fortgeleitet, und rührt jedenfalls von dem plötzlichen Schlusse der Semilunarklappen her, an deren Schlussfähigkeit er gebunden ist (Williams).

Zur graphischen Registrirung der Herzthätigkeit (Cardiographie) giebt es verschiedene Methoden: 1. mittels des Herzstosses (Marey); auf die betr. Stelle der Brustwand wird eine Pelotte gesetzt, welche an einem elastischen Luftkissen befestigt ist, so dass jede Vortreibung der Brustwand die Luft comprimirt; die Druckschwankungen werden auf eine Registrirmembran übertragen (vgl. p. 1). Die so gewonnenen Curven lassen mehrere den verschiedenen Herzphasen entsprechende Elevationen erkennen, aus welchen man, freilich nicht mit absoluter Sicherheit, die Dauer derselben erkennen kann. Besser gelingt dies in Fällen von Fissura sterni, wo die Registrirpelotte dem Herzen directer anliegt. Ein solcher Fall ergab in Secunden (Gibson):

	Maximum	Minimum	Mittel
Dauer der Vorhofssystole	0,130	0,100	0,112
„ „ Kammersystole	0,395	0,325	0,368

	Maximum	Minimum	Mittel
Dauer der Kammerdiastole + Pause (p. 46)	0,690	0,455	0,578
„ „ ganzen Periode	1,190	0,925	1,057

2. mittels in die Herzhöhlen eingeführter registrirender Manometer; hierüber s. unten bei den Arterien; 3. mittels Registrirung des Druckes im Herzbeutel (Franck, Knoll); 4. durch Registrirung des Arterienpulses (s. unten); 5. durch die cardialen Druckschwankungen im Athmungscanal (s. Athmung).

Die Frequenz der Herzschläge („Pulsfrequenz") beträgt im Mittel beim Erwachsenen 72 in der Minute; beim Fötus ist sie sehr gross (140 kurz vor der Geburt), und sinkt bis zum 21. Jahre. Bei Männern ist sie um einige Schläge geringer als bei Weibern, bei grossen Personen geringer als bei kleinen (ähnlich auch in der Säugethierreihe, z. B. Pferd: männlich 30, weiblich 40, neugeboren 100 bis 120; Rind 35—42; Schaf 68—80; mittlerer Hund 90—100; Kaninchen 140 und mehr). — Die wirkliche Pulsfrequenz ist sehr veränderlich. Sie wird erhöht durch Wärme, Muskelanstrengung, verticale Körperstellung (auch passiv, ohne Muskelarbeit), während der Verdauung, und ist auch beim Hungernden von der Tageszeit etwas abhängig (ein Maximum nach dem Aufstehen, ein zweites Nachmittags). Ausserdem wirken Gemüthsbewegungen in mannigfachster Weise ein, endlich viele Arzneistoffe und Gifte. Ueber die Einwirkung des Nervensystems, welche die vorgenannten Einflüsse vermittelt, s. unten.

Die Arbeitsleistung und die Capacität des Herzens kommen im Folgenden gelegentlich zur Sprache.

9. Die Blutbewegung in den Gefässen.

a. Die Triebkraft und der Blutdruck im Allgemeinen.

Physicalische Vorbemerkungen. Bei jeder stationären Strömung durch ein Röhrensystem muss durch jeden Gesammtquerschnitt in gleicher Zeit gleich viel Flüssigkeit gehen, die mittlere Geschwindigkeit in jedem Querschnitt also der Grösse des Querschnitts umgekehrt proportional sein. In den einzelnen Theilen desselben Gesammtquerschnittes kann die Geschwindigkeit ganz ungleich sein, seien es nun verschiedene neben einander angeordnete Aeste, oder die Schichten in einem einzigen Rohre. Das constante Product aus der Geschwindigkeit v mit dem Gesammtquerschnitt ist das in der Zeiteinheit durchströmende Volumen V. Ist das System ein einziges cylindrisches Rohr vom Radius r, so ist

$$1)\quad V = r^2 \pi v.$$

Als Ursache der Strömung, d. h. als Triebkraft kann man sich stets ein Reservoir von bestimmter Druckhöhe h denken. Bei freiem und widerstandlosem Ausströmen aus diesem Reservoir ergiebt sich die Geschwindigkeit v aus dem Toricelli'schen Theorem:

$$2)\quad v^2 = 2gh,$$

worin g die Beschleunigung des freien Falles. An jeder einzelnen Rohrstelle aber

kann man ebenfalls die vorhandene Geschwindigkeit als Resultat einer an der gleichen Stelle herrschenden Triebkraft von der Höhe h nach derselben Formel betrachten („Geschwindigkeitshöhe"). Während nun nach dem Gesagten in einem gleichmässig weiten Rohr die Geschwindigkeit, also auch die Geschwindigkeitshöhe überall dieselbe ist, findet sich der wirkliche, manometrisch bestimmbare Druck ungleich, und zwar in einem gleichmässig weiten Rohr gradlinigt abnehmend in der Richtung der Strömung. Die Steilheit der Abnahme ist um so grösser, je enger das Rohr. Die Ursache dieser Abnahme ist der Widerstand jedes Rohrelementes.

Der Einfluss der Rohrlänge l und des Radius r auf das durch ein Rohr bei der Reservoirhöhe h ausströmende Volum V ergiebt sich aus der Poiseuille-schen Formel

$$3)\quad V = k \cdot \frac{r^4}{l} \cdot h,$$

worin k eine von der Temperatur und den Substanzen von Rohr und Flüssigkeit abhängige Constante. Aus (1) und (3) folgt

$$4)\quad v = \frac{kr^2h}{\pi l},$$

d. h. die Geschwindigkeit ist dem Quadrate des Radius, also dem Querschnitt und nicht dem Umfang proportional, woraus folgt, dass der Widerstand nicht allein von der Reibung an der Wand, sondern auch von inneren Reibungen der Flüssigkeitstheilchen herrührt; in der That reibt sich jede Flüssigkeitsschicht an der nächst äusseren, und die die Wand benetzende Schicht kann als stillstehend betrachtet werden, während die Axenschicht am schnellsten strömt.

In ungleichweiten Röhren ist der Widerstand jedes Abschnittes um so grösser je enger er ist; besondere, durch Wirbel und die damit verbundene besondere Reibung bedingte Widerstände finden sich ausserdem an Stellen, wo das Rohr sich krümmt oder knickt, sich plötzlich verengt oder erweitert und wo es sich verzweigt. Die Curve des Drucks längs des Rohres lässt überall an der Steilheit ihres Gefälles die Grösse des örtlichen Widerstandes erkennen, da jeder Widerstand rückwärts den Druck erhöht und vorwärts ihn vermindert. Die Triebkraft kann für jede Rohrstelle gleich der Summe des Seitendrucks und der berechneten Geschwindigkeitshöhe angenommen werden, und man kann also sagen, dass die Triebkraft durch die Widerstände längs des Rohres immer mehr aufgezehrt wird. Da die Widerstände gleich den Differenzen der Seitendrücke sind, so kann man auch sagen, dass bei stationärer Strömung die Triebkraft an einer Stelle gleich der Summe aller folgenden Widerstände und der Geschwindigkeitshöhe ist.

Der Blutkreislauf besteht in einer nur annähernd stationären Strömung; er wird nämlich durch die rhythmisch wirkende Herzpumpe bewirkt, und in den Arterien zeigt sich eine dem Herzrhythmus entsprechende Druckschwankung, der Puls. Betrachtet man indess statt der kleinsten Zeittheilchen etwas grössere Zeiten, so kann man die Blutströmung als stationär bezeichnen, insofern in denselben genau soviel Blut durch eine Herzhälfte wie durch jeden anderen Gesammtquerschnitt des Gefässsystems strömt. In den Capillaren ist die Strömung wirklich gleichmässig, das Herz pumpt also im Ganzen soviel Blut rhythmisch aus den Venen in die Capillaren über, wie

durch die Capillaren gleichmässig aus den Arterien in die Venen fliesst. Auch muss, da beide Herzhälften genau synchronisch arbeiten, jede Systole des rechten und des linken Ventrikels genau gleich viel Blut in die zugehörige Arterie treiben.

Der durch eingesetzte Manometer messbare Blutdruck nimmt vom Herzen aus längs der Arterien ab, und ist in den Capillaren und Venen beträchtlich kleiner, als in den Arterien. Da der Widerstand der Verzweigungsstellen und der engen Röhren besonders gross ist, so ist der hohe Blutdruck der Arterien aus dem grossen Widerstande der Capillaren leicht erklärlich.

Die Umsetzung der rhythmischen Triebkraft des Herzens in die continuirliche Strömung der Capillaren wird durch die Elasticität der Arterien ermöglicht und bedingt. In einem starren, unelastischen System müsste jede Systole die ganze Blutsäule vor sich herschieben, und würde bei den vorhandenen Widerständen eine ungeheure Kraft erfordern.

In einem elastischen Rohre entspricht dem localen Seitendruck eine Erweiterung des Lumens durch Dehnung der Rohrwand, und bei stationärer Strömung ist der Dehnungsgrad der Rohrstellen dem Druckgefälle entsprechend. Hört die Triebkraft auf, so bewirkt die elastische Kraft der gedehnten Rohrstellen noch weiteres Ausfliessen bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist, d. h. die Triebkraft wird nicht unmittelbar ganz in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern ein Theil als elastische Kraft aufgesammelt. Eine einzelne plötzliche Eintreibung in ein solches Rohr bewirkt zunächst eine locale Ausdehnung, deren Elasticität dann eine Strömung hervorruft, bis zur Herstellung des Gleichgewichtszustandes durch Ausfluss des eingetriebenen Quantums. Folgen sich solche Eintreibungen in kürzeren Intervallen als zur Ausgleichung erforderlich sind, so vermehrt jede Eintreibung die Ausdehnung, zugleich aber die Strömungsgeschwindigkeit, und bei regelmässigem Rhythmus stellt sich ein dynamischer Gleichgewichtszustand her, in welchem die Ausflussmengen den eingetriebenen Mengen gleich sind, wenn von der Vertheilung auf die Zeit abgesehen wird. Einen solchen Zustand stellt das Arteriensystem während des Lebens dar, ebenso das Ausflusssystem einer Feuerspritze mit Windkessel, dessen elastischer Luftinhalt dieselbe Rolle spielt wie die elastische Arterienwand.

Die Strömung in einem solchen System ist nicht stationär, sondern abwechselnd schneller und langsamer. Die Periodicität der Geschwindigkeit und des Druckes ist an der Eintreibungsstelle am stärksten ausgeprägt, und nimmt längs des Rohres in dem Grade ab, dass sie in einer gewissen Entfernung unmerklich wird. Der Grund hiervon liegt darin, dass jeder Widerstand die Ausgleichung der elastischen Spannungen verzögert und in Folge dessen auf die Schwankung dämpfend wirkt. Das Arteriensystem zeigt also in allen seinen Theilen eine Schwankung der Strömungsgeschwindigkeit, des Druckes und der Rohrweite, deren Periode überall die gleiche und mit der des Herzschlages gleich ist, deren Amplitude aber

wegen der zunehmenden Dämpfung vom Herzen nach den Capillaren zu beständig abnimmt, nach demselben Gesetze wie das Gefälle des (mittleren) Druckes selbst.*)

Die Phasen dieser Schwankung sind aber längs des Arteriensystems nicht gleichzeitig, sondern haben eine wellenförmige Succession, da die zu Grunde liegende Ausgleichung der elastischen Spannungsunterschiede Zeit erfordert. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit solcher Wellen hängt von der Natur und Weite des Rohrs und der Flüssigkeit ab. Sie ist (nach Moens)

$$c = k.\sqrt{\frac{gEa}{sd}},$$

worin k eine Constante, E die Elasticität der Rohrsubstanz, a die Wanddicke, d der Rohrdurchmesser, s das specifische Gewicht der Flüssigkeit und g die Erdbeschleunigung bedeutet. Für Kautschukschläuche beträgt sie 10—18 m. (nach E. H. Weber u. Anderen).

b. Weitere Erscheinungen an den Arterien.

Der hohe Blutdruck der Arterien giebt sich durch das hohe Spritzen und durch das Manometer zu erkennen. Der mittlere Blutdruck der gleichen Arterie ist im Allgemeinen um so grösser, je grösser das Thier.

In der Carotis beträgt er: am Pferde über 300 mm. Hg, am Schaf gegen 20), am Hunde gegen 170, an der Katze 150. An den kleineren Arterien ist er nur wenig kleiner, weil die Hauptwiderstände erst in der Nähe der Capillaren auftreten (s. oben). Am Menschen ist er gelegentlich bei Amputationen in der Femoralis und Brachialis zu 110—120 mm. bestimmt worden (Faivre).

Der mittlere Blutdruck wird entweder durch Ermittlung der mittleren Ordinate der Kymographioncurve, oder durch völlige Amortisirung der Manometerschwankungen mittels eingeschalteter Widerstände (vgl. d. Anm.) bestimmt.

Bei Blutdruckmessungen im linken Ventrikel ergiebt sich paradoxerweise der Druck bei der Systole kleiner als in der Aorta (Fick); dies rührt aber nur daher, dass das Manometer der schnellen Drucksteigerung nicht genügend folgt; wird ein Ventil eingefügt, so stellt sich nach einigen Systolen der zu erwartende hohe Manometerstand ein (Goltz & Gaule, vgl. p. 49).

In der Lungenarterie und im rechten Ventrikel ist der Blutdruck nur $^1/_3$—$^2/_5$ des Blutdrucks der Aorta (Beutner, Goltz und Gaule), was sich aus dem viel geringeren Widerstand der Lungencapillaren zu den Körpercapillaren erklärt.

Dem entsprechend sind auch die Arbeiten (d. h. die Producte aus den bewegten Massen mit den Hubhöhen, hier Druckhöhen) des rechten Ventrikels (3mal) kleiner, und deshalb seine Muskelschicht dünner, als die des linken. Die Arbeit einer Systole des letzteren berechnet sich, wenn man die entleerte Blutmenge (s. unten) auf 175 grm. und den Aortendruck auf 250 mm Hg = 3 mtr. Blut veranschlagt, zu 0,525 Kilogrammmeter, also die 24stündige Arbeit (75 Systolen in der Minute) zu 56700 Kgrmtr. Die Arbeit des ganzen Herzens ist also etwa 75600 Kgrmtr.

*) Hinter besonders grossen Widerständen fällt diese Schwankung ganz fort; so kann man z. B. die Pulsschwankung im Manometer durch einen eingeschalteten engen Hahn beseitigen (Setschenow).

Da das Gewicht des Herzens 292 grm. beträgt, so würde dasselbe sein eigenes Gewicht in einer Stunde 10788 mtr. heben können. Diese ganze Arbeit wird durch die Reibung in den Gefässen verbraucht, d. h. in Wärme verwandelt.

Der Blutdruck muss ferner mit der Blutmenge, mit der Geschwindigkeit und Energie der Herzschläge, und mit dem sehr variablen Widerstande der feinen Arterien und Capillaren (s. unten bei der Innervation) wechseln. Bei stillstehendem Herzen ist der nunmehr im Gefässsystem sich überall gleich einstellende Druck schwach positiv, d. h. die Blutmenge wenig grösser als die natürliche Capacität (Brunner).

Der Einfluss der Blutmenge auf den Blutdruck hat nach neueren Untersuchungen (Ludwig mit Worm Müller und Lesser) enge Grenzen; bei Blutinjectionen und Blutentziehungen ändert sich der Druck nicht im erwarteten Maasse, was sich theils durch eine Anpassung des Gefässsystems an seinen Inhalt, theils durch compensatorischen Plasmaaustritt (und Eintritt?) erklärt.

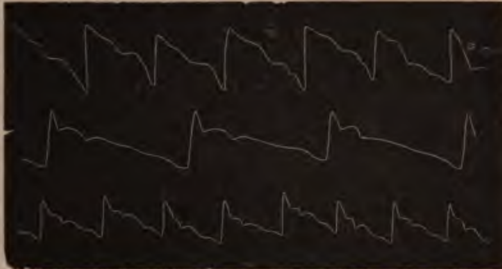
Der Puls der Arterien ist an den oberflächlich gelegenen dem Gefühl und Gesicht unmittelbar zugänglich. Die Zeitdifferenz desselben zwischen Herz und entfernten Gefässstellen beträgt nur Bruchtheile einer Secunde, und ergiebt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle zu etwa 6—9 m. für den Menschen (vgl. p. 54). Ueber comprimirte Arterienstellen hinaus pflanzt sich die Pulswelle nicht fort (p. 54. Anm.).

Der zeitliche Verlauf der Pulsschwankung wird am besten mit graphischen Apparaten ermittelt, welche entweder die manometrische Schwankung registriren (Kymographen, Ludwig), oder die Durchmesseränderung der Arterienwand (Sphygmographen, Vierordt), oder endlich die Volumschwankung eines ganzen Gliedes (Plethysmographen, Fick, Mosso).

Das älteste (Ludwig'sche) Kymographion ist ein mit schreibendem Schwimmer versehenes Quecksilbermanometer. Zur Verhinderung der Gerinnung ist zwischen Blut und Quecksilber eine Sodalösung eingeschaltet. Wegen der Trägheit und geringen Reibung des Quecksilbers giebt das Instrument nur die Frequenz und Amplitude, nicht den zeitlichen Verlauf des Pulses richtig wieder. Mehr aperiodisirte Apparate, d. h. solche ohne Eigenschwingungen, gewinnt man durch Anwendung elastischer Manometer mit leichten Schreibhebeln, z. B. Bourdonscher Federmanometer oder blosser straffer Membranen (Fick). Einen aperiodisirten Sphygmographen construirte zuerst Marey in Form eines leichten durch eine Feder auf die Arterie gedrückten Fühlhebels. Der Plethysmograph ist ein mit Wasser gefülltes Hohlgefäss, in welches eine Extremität wasserdicht eingefügt wird; die Volumschwankungen werden auf beliebige Art registrirt. Das treueste Abbild der Pulsschwankung liefert der Sphygmograph.

Die Curve des Pulses ist steil ansteigend und langsamer fallend.

Der absteigende Schenkel besitzt noch eine variable Anzahl secundärer Gipfel (Marey), der Puls ist mindestens doppelschlägig (dicrot), meist aber tri- oder tetracrot. Die Ursache dieser secundären Schwankungen liegt im Gefässsystem selbst, denn sie sind auch an dem Strahle spritzender Arterien zu beobachten (Landois). Ihre Erklärung ist noch nicht widerspruchsfrei festgestellt.



Sphygmographencurve der menschlichen Radialis.

Fig. 2.

Früher deutete man die erste („dicrotische") secundäre Elevation als Wirkung der von der Theilungsstelle der Aorta oder von den Capillaren reflectirten Pulswelle, oder als Wirkung der Regurgitation, welche die Semilunarklappen schliesst. Da sich aber auch an gewöhnlichen elastischen Systemen ähnliche Erscheinungen zeigen, so ist es wahrscheinlich, dass die secundären Gipfel von sog. „Schliessungswellen" (Moens) herrühren, d. h. von der vermöge der Trägheit der Flüssigkeit etwas zu starken Entleerung des Anfangsstücks der Röhre, welche zu einer Rückwärtsbewegung und zu mehreren Hin- und Hergängen führt. Der Schluss der Semilunarklappen wäre hiernach Ursache, und nicht Folge der ersten Rückwärtsbewegung, und auch die oben p. 49 erwähnte Aspiration des Ventrikels soll diese Ursache haben (Moens). Auch aus activen Contractionen der Arterienwand als Reaction auf die plötzliche Blutdrucksteigerung hat man die Polycrotie zu erklären versucht.

Das Kymographion zeigt ausser der cardialen noch eine zweite, mit der Athmung synrhythmische Druckschwankung, auf welche die erstere aufgesetzt ist (Fig. 3.). Der Druck steigt während der Inspiration und sinkt während der Exspiration. Die Ursache dieser Schwankung ist ebenfalls noch streitig.



Kymographioncurven der Carotis des Hundes (oben) und des Kaninchens (unten).

Fig. 3.

Die Athembewegung enthält folgende Momente, welche auf den arteriellen Blutdruck einwirken können: 1. Die Aspiration des Thorax, welche beständig Blut in die intrathoracischen Gefässstämme einsaugt, nimmt bei der Inspiration zu; die Inspiration muss also den Druck im ganzen Gefässsystem vermindern, in den Arterien allerdings viel weniger als in den Venen. 2. Die stärkere Venenaspiration während der Inspiration muss alsbald auch die Blutspeisung des linken Herzens und der Aorta vermehren (Einbrodt). 3. Die inspiratorische Dehnung der Lunge verändert Weite und Widerstand ihrer Gefässe, und zwar vergrössernd wenn sie durch Aspiration, wie bei der natürlichen Athmung, geschieht (bei Aufblasung vermindernd); die natürliche Inspiration muss also die Speisung des linken Herzens und der Arterien im Anfang etwas vermindern, weil die Lunge selbst mehr Blut aufnimmt, dann aber vergrössern wegen des verminderten Strömungswiderstandes (Quincke & Pfeiffer; Funke & Latschenberger; Bowditch & Garland; de Jager). Da die Wirkung dieser Momente auf den arteriellen Blutdruck eine gewisse Zeit erfordert, welche bei jedem derselben eine andre, und nirgends genau bekannt ist, kann man aus Coincidenz der Athmungs- und Druckphasen nicht sicher ersehen, welches das eigentlich wirksame Moment ist. — Eine ganz andere Deutung (Schiff) will die respiratorische Druckschwankung auf das Gefässcentrum zurückführen, dessen Tonus durch die Athmung periodischen Schwankungen unterliege (s. unten).

Die Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien ist in den Stämmen grösser als in den Aesten, weil der Gesammtquerschnitt mit der Verzweigung zunimmt (vgl. p. 51). In der Carotis des Hundes beträgt sie 200—750 mm. p. sec.; beim Menschen ist sie unbekannt. Sie nimmt mit der Thiergrösse zu.

Zur Messung der Strömungs-Geschwindigkeit in den Arterien dienen folgende Methoden: 1. Volkmann's Hämodromometer ist ein mit Wasser gefülltes Glasrohr von bekanntem Volum, das man plötzlich in den Strom der Arterie einschalten kann; man misst mit der Uhr die Zeit, die das eindringende Blut gebraucht, um das Rohr zu durchlaufen, also alles Wasser hinauszudrängen. Eine Modification hiervon ist die Stromuhr von Ludwig; sie besteht aus zwei (kugelförmigen) Dromometerschenkeln, die man abwechselnd sich füllen lässt, während jedesmal die Flüssigkeit (Oel) in den andern hinein verdrängt wird. 2. Das Tachometer (von Vierordt angewandt) ist ein in die Arterie eingeschaltetes Rohr, das ein leichtes Pendelchen enthält; die Ausschläge, welche man von Aussen beobachten kann, stehen in einer vorher zu ermittelnden Beziehung zu den Geschwindigkeiten der das Pendel ablenkenden Ströme. Ist der abgelenkte Körper mit einem ausserhalb des Rohres befindlichen Schreibhebel verbunden, so kann man Curven gewinnen, deren Ordinaten die Stromgeschwindigkeit darstellen (Dromograph, Chauveau, Lortet). 3. Die Bestimmung der aus einer geöffneten Arterie in der Zeiteinheit ausfliessenden Blutmenge, während man die Spannung durch Regulirung der Oeffnungsgrösse unverändert erhält (Vierordt).

An den grösseren Arterien hört man je zwei Töne, einen mit der Pulserweiterung zusammenfallenden und einen mit dem zweiten Herzton synchronischen. Die Ursache derselben ist streitig.

Ueber die Contractilität der Arterien s. unten.

c. Die Erscheinungen an den Venen.

In den Venen langt das Blut aus den Capillaren fast ohne Geschwindigkeit an, und es würde lediglich der Schwere folgen, d. h. aus dem Kopfe herabfliessen, in den Füssen durch den Druck einer hohen Blutsäule den Capillarstrom hemmen, wenn nicht besondere Triebkräfte wirkten.

Das Manometer zeigt in den Venenstämmen meist einen negativen Druck, der bei der Inspiration besonders stark wird (so dass bei geöffneter Vene Luft eingesogen werden kann, was freilich meist durch ventilartigen Schluss der Vene selbst verhindert wird), bei der Exspiration in positiven sich umwandeln kann; letzteres ist besonders bei activer Exspiration mit Hindernissen, z. B. bei geschlossener Stimmritze, beim Blasen, Schreien, Husten der Fall; die Venen schwellen hierbei stark an; ihr Inhalt kann zum Stillstand kommen. Die Ursache all dieser Erscheinungen ist die Saugkraft des Brustkastens (s. Athmung), welche auf die Venen aspirirend wirkt, am stärksten bei der Inspiration. Bei activer Exspiration mit Hindernissen geht der negative Brustdruck in positiven über.

Bei der Dünnwandigkeit der Venen ist ferner häufige Compression derselben durch anliegende Theile, besonders Muskeln unvermeidlich; jede solche Compression kann aber das Blut, wegen der Venenklappen, nur in der Richtung zum Herzen auspressen, so dass Muskelbewegung den Venenblutlauf befördert.

Cardiale Aspiration (abgesehen von der allgemeinen thoracischen) ist nur spurweise vorhanden, wie die Schwäche des Venenpulses zeigt (vgl. p. 48). — Manche Venen, z. B. die V. femoralis unter dem Poupart'schen Bande (Braune), werden durch Bewegungen der Glieder abwechselnd erweitert und verengt, so dass sie in Verbindung mit ihren Klappen ein passives Herz darstellen. An der Flughaut der Fledermaus pulsiren die Venen activ; ebenso, und zwar synchronisch mit den Ventrikeln, bei allen Säugethieren die Hohl- und Lungenvenenendstücke. — Dass Druck und Geschwindigkeit in den Venen äusserst unregelmässig sind, geht aus dem Obigen hervor. Die häufige zeitweilige Compression einzelner Venen macht die Multiplicität der Venen gegenüber den Arterien verständlich.

d. Die Erscheinungen an den Capillaren.

Der Blutlauf in den Capillaren ist unter dem Microscop an durchsichtigen Theilen (Schwimmhaut, Lunge, Zunge des Froschs, Netz von Warmblütern, Lippenfalten des Menschen) sichtbar, und die Geschwindigkeit an der Ortsveränderung der Blutkörperchen messbar. Die Geschwindigkeit ist im Capillargebiet am kleinsten, weil hier der Ge-

sammtquerschnitt des Gefässsystems am grössten ist (vgl. p. 51 und 57). In den Lungencapillaren muss die Geschwindigkeit nach dem gleichen Princip viel grösser sein als in den Körpercapillaren.

Die Geschwindigkeit ist aus dem p. 52 angegebenen Grunde nicht bei allen Blutkörperchen die gleiche; sie fliessen um so langsamer, je näher der Wand sie liegen. In den feinsten Capillaren, durch welche nur eine einfache Reihe von rothen Blutkörperchen sich hindurchzwängen kann, sieht man diese vielfach ihre Gestalt den Verhältnissen accommodiren; sie ziehen sich in die Länge, biegen und knicken sich an den Theilungsstellen, drängen sich bis zur Unkenntlichkeit der Contouren zusammen, und nehmen dann wieder ihre natürliche Form an. Die mittlere Geschwindigkeit beträgt in der Schwimmhaut etwa 0,5, in der menschlichen Netzhaut (nach entoptischen Messungen, Vierordt; vgl. Sehorgan) etwa 0,6—0,9 mm.

Der Blutdruck in den Capillaren kann durch den zur Aufhebung des Bluteintritts erforderlichen äusseren Druck gemessen werdeu. An der Fingerhaut ist zur Herbeiführung des Erblassens ein Druck von 24—54 mm. Hg erforderlich, je nachdem die Hand gehoben oder gesenkt ist; am Ohre 20, am Zahnfleisch des Kaninchens 32 mm. (Ludwig & N. v. Kries). Ausser der Schwere ist noch die Herzenergie, die allgemeine Blutfülle, der Weitezustand der Arterien und Venen von grossem und leicht übersehbarem Einfluss. An der Schwimmhaut des Frosches sind zum Verschluss der Capillaren äussere Drücke nöthig, welche zwischen dem zum Verschluss der Venen und dem zum Verschluss der Arterien erforderlichen Drucke liegen; ersterer beträgt etwa 2—3, letzterer etwa 22 mm. Hg (doch wird schon bei 16—17 mm. der arterielle Strom stossweise); das Lumen der Capillaren wird, obwohl sehr variabel, durch äusseren Druck auffallend wenig beeinflusst, was auf eine active Contractilität der Capillarwand deutet (Roy & Brown). Letztere ist schon früher direct beobachtet worden (Stricker).

Sowohl rothe als farblose Blutkörperchen können unter abnormen Verhältnissen die Gefässe ohne Zerreissung der Wand verlassen („Diapedesis"). Der Austritt der rothen geschieht bei Stauungen des Venenabflusses, wobei durch den hohen Druck zunächst das Plasma hinausgepresst wird, dann die Blutkörperchen bis zur Unkenntlichkeit ihrer Contouren zusammengedrückt und endlich wie eine flüssige Masse ausgepresst werden, worauf sie wieder ihre ursprüngliche Form annehmen (Cohnheim). — Farblose Blutkörperchen, allein oder mit wenigen rothen, verlassen die Gefässe bei der Entzündung. Nachdem auf noch unbekannte Weise durch den Entzündungsreiz eine Erweiterung der feinen Arterien und Venen zu Stande gekommen ist, und der Strom in ihnen sich bedeutend verlangsamt hat, bildet sich in letzterem eine Sonderung der farblosen Elemente, welche unmittelbar an der Gefässwand langsam dahinziehen und zuletzt ganz stillstehen, während die rothen in der Axe des Gefässes weiterfliessen. In den Venen und Capillaren sieht man jetzt die farblosen Körperchen unter amöboiden Bewegungen die Gefässwand durchsetzen, worauf sie aussen als „Eiterkörperchen" erscheinen (Cohnheim). Ob der Austritt durch active amöboide Bewegungen (Cohnheim) oder durch eine Art Filtration (Hering, Samuel) geschieht, ist noch nicht entschieden. Er scheint stets durch morphologisch vorgebildete Oeffnungen zwischen den Epithelien („Stomata"), oder wenigstens durch die Epithelfugen zu erfolgen, durch welche die Körperchen zunächst in das lymphatische Saftcanälchensystem gelangen (Arnold u. A).

e. Dauer des Blutumlaufes.

Um die Zeit zu messen, in welcher ein Bluttheilchen die ganze Kreisbahn durchläuft, injicirt man ein leicht nachweisbares Salz (Ferrocyankalium) in das centrale Ende einer Vene und bestimmt die Zeit, nach welcher es in den aus dem peripherischen Ende derselben Vene in kurzen Intervallen entnommenen Blutproben (durch Eisenchlorid) nachzuweisen ist (Eduard Hering); die zuerst nachweisbaren Spuren der Salzlösung können nur durch das rechte Herz, die Lungencapillaren, das linke Herz und die Arterie und das Capillargebiet der gewählten Vene an den Ort der Prüfung gelangt sein, haben also einen ganzen Kreislauf durchgemacht. Der Kreislauf (durch die Kopfgefässe) beansprucht nach solchen Versuchen beim Hunde 15,2 Secunden, überhaupt etwa die Zeit von 27 Herzschlägen, was für den Menschen 23 Secunden heissen würde (Vierordt). Von der Pulsfrequenz ist die Umlaufszeit in hohem Grade unabhängig (Ed. Hering).

Die Zeit, während welcher die ganze Blutmenge eine Herzabtheilung passirt hat, ergiebt sich, wenn man die Blutmenge v durch den mit der Pulszahl n multiplicirten Ventrikelinhalt i dividirt; ist $v = 5{,}6$ Kilo, $n = 72$ p. Min. oder 1,2 p. sec., und $i = 180$ grm., so findet man etwa 26 Secunden als mittlere Totalumlaufszeit, was zum Obigen ziemlich stimmt. $1{,}2 \cdot 180 = 216$ grm. wäre ferner die in jeder Secunde durch jeden Gesammtquerschnitt des Gefässsystems strömende Blutmenge.

Den Ventrikelinhalt i bestimmt man entweder direct durch Füllung des Leichenventrikels mit Blut, oder richtiger, da es sich mehr um die systolische Ausgabe im Leben handelt, durch Multiplication von Geschwindigkeit und Querschnitt der Aorta; so ergiebt sich i zu etwa $^1/_{400}$ des Körpergewichts (Volkmann).

10. Der Einfluss des Nervensystems auf den Blutumlauf.

a. Die Innervation des Herzens.

1. *Intracardiale Centra.* Das aus dem Körper entfernte oder von allen zu ihm tretenden Nerven getrennte Herz schlägt noch eine Zeit lang fort; bei kaltblütigen Thieren tagelang, bei warmblütigen so lange für die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes gesorgt ist. Seine Bewegungen müssen daher, wenigstens zum Theil, durch Vorrichtungen, die in ihm selbst gelegen sind, ausgelöst werden; man vermuthet letztere mit grösster Wahrscheinlichkeit in den (unter einander durch Nervenfasern zusammenhängenden) Ganglienzellen, die in die Muskelsubstanz des Herzens, namentlich in das Septum atriorum und in die Atrioventriculargrenze, eingelagert sind (Remak). Wenigstens

ein Theil dieser Ganglien muss automatisch rhythmische Contractionen des Herzens auslösen, und auch die Reihenfolge des Contractionsverlaufs (von den Vorhöfen zu den Ventrikeln) muss in ihrer Anordnung und Verbindung begründet sein. In einem ruhenden, aber noch erregbaren Herzen lassen sich durch verschiedene, die Herzsubstanz treffende Reize (mechanische, thermische, chemische, electrische) auf reflectorischem Wege eine oder mehrere geordnete Contractionen der Herzabtheilungen hervorrufen, leichter von der inneren, als von der äusseren Herzoberfläche aus.

Die Ursache der beständigen rhythmischen Erregung der intracardialen Centra ist gänzlich unbekannt. Sauerstoffzufuhr ist Bedingung (Ludwig, Volkmann, Goltz), ebenso eine Temperatur, welche von der normalen Blutwärme der Thierart nicht allzuweit entfernt ist.

Beim Froschherzen liegt der hauptsächlich wirkende Ganglienhaufe (Remak'scher Haufen) in der Wand des Hohlvenensinus, nach dessen Abtrennung das Herz stillsteht, während der Sinus weiter pulsirt (Stannius); auch bringen Schädlichkeiten, welche nur den Sinus treffen, das Herz zum Stillstand (v. Bezold). Ein zweiter Ganglienhaufen (Bidder'scher Haufen) liegt in der Gegend der Atrioventriculargrenze; wird in dieser Gegend das vom Sinus befreite, stillstehende Herz durchtrennt, so schlägt derjenige Theil wieder rhythmisch, in welchem der Haufe geblieben ist, gewöhnlich der Ventrikel, zuweilen aber die Vorkammern, oder auch beide Theile. Diese Pulsationen sind aber vorübergehend, und scheinen auf mechanischer Reizung des gewöhnlich nicht wirkenden Bidder'schen Centrums zu beruhen (auch ohne diese Trennung lässt sich das ruhende sinuslose Herz durch einen Stich in der Atrioventriculargrenze in vorübergehende Pulsationen versetzen, H. Munk). Einige leiten den nach Abtrennung des Sinus eintretenden Stillstand von einer Reizung der durch den Schnitt getroffenen Vagusfasern ab (Heidenhain). Die Annahme hemmender Centra, die in den Vorhöfen ihren Sitz haben und den motorischen Kräften des Sinus und des Ventrikels zusammen nicht gewachsen seien, wohl aber den letzteren für sich (v. Bezold), vermag ebenfalls die Erscheinungen zu erklären und wird durch einige toxicologische Thatsachen gestützt (s. unten).

Die Schlagfolge der Herzabtheilungen beruht auf nervöser Verbindung ihrer Ganglienhaufen, wie schon aus der atrioventricularen Muskeltrennung (p. 46) hervorgeht. In der Muskelsubstanz des Herzens pflanzt sich Erregung und Contraction nach allen Richtungen fort, wie durch mechanische und galvanische, bei der Muskelphysiologie zu erwähnende Mittel nachgewiesen werden kann; die Fortpflanzungsgeschwindigkeit beträgt 10—15 mm. (Engelmann, Marchand).

Die Muskelsubstanz des Herzens zeigt directen Reizen gegenüber ein sehr complicirtes Verhalten. Will man die Ganglieneinmischung ausschliessen, so muss das Präparat aus der blossen Spitze des (Frosch-)Ventrikels bestehen, deren Hohlraum mit geeigneter Flüssigkeit gefüllt wird; dieselbe kann entweder direct auf ein Schreibmanometer wirken, oder die Contractionen von aussen registrirt

werden (durch Fühlhebel oder kleine Plethysmographen). Die Herzspitze pulsirt niemals, wenn man sie am lebenden Frosche abquetscht, aber mit dem Herzen in Verbindung lässt (Heidenhain, Bernstein u. A.); künstlich mit Flüssigkeiten gespeist pulsirt sie dagegen oft längere Zeit (Ludwig mit Merunowicz, Stiénon, Gaule). Sie kann also auf continuirliche chemische Reizung mit rhythmischen Contractionen antworten. Aehnlich wirken constante Ströme.

Auch das Verhalten gegen einzelne und rhythmische Reize ist eigenthümlich (Bowditch, Kronecker, Marey u. A.). Die Contractionsgrösse wächst nicht mit der Reizstärke, sondern erreicht beim schwächsten, überhaupt wirksamen Reize sogleich ihr Maximum. Jede Contraction hinterlässt ferner ein kurzes Stadium herabgesetzter oder unterdrückter Erregbarkeit („refractäre Periode"), womit es zusammenhängt, dass rhythmische Reize häufig zu schnell sind, um isochrone Pulsationen hervorzurufen, und niemals zu tetanischer Contraction führen. Sie wirken vielmehr von einer gewissen Frequenz ab wie ein continuirlicher Reiz, den die Herzspitze mit einem selbstständigen Pulsationstempo beantwortet (s. oben). Diese Eigenthümlichkeiten erinnern an ähnliche Eigenschaften nervöser Centralorgane, und die Herzmuskelzelle scheint eine gewisse functionelle Selbstständigkeit, wie sie niederen Protoplasmagebilden zukommt, bewahrt zu haben.

Werden ganglienhaltige Herzstücke, z. B. der ganze Ventrikel, oder noch vollständigere Herzpräparate, continuirlichen oder rhythmischen Reizungen unterworfen, so sind die Folgen wegen der Einmischung der motorischen und hemmenden Ganglien von vorläufig unübersehbarer Complicirtheit. Hier sei nur erwähnt, dass zuweilen unterbrochene Reihen von Pulsationen (sog. „Gruppenbildung") vorkommen (Luciani). Sehr starke constante oder unterbrochene Ströme vernichten die Rhythmik und bewirken nur resultatlose wühlende Bewegungen (Ludwig & Hoffa).

Temperaturen unter 0—4° und über 30—40° C. heben die Pulsationen des Froschherzens auf (Schelske, E. Cyon). Die Frequenz der Schläge wächst mit steigender Temperatur bis nahe an die Grenztemperatur. Die Intensität der Contractionen ist bei niedrigen und mittleren Temperaturen am grössten und ziemlich beständig; über 20—30° nimmt sie ab. Plötzliche Einwirkung hoher Temperaturen bewirkt die Erscheinungen der Vagusreizung (s. unten); war aber das Herz vorher stark abgekühlt, so erfolgen rasch auf einander folgende Schläge, die endlich in Tetanus übergehen. — Im Wärmestillstand bringt Reizung am Sinus (welche sonst durch Vagusreizung Stillstand herbeiführt) Tetanus der Ventrikel hervor (E. Cyon).

Streitig ist es, ob auch der Blutdruck im Herzen einen Einfluss auf die Schlagfolge hat. Die Angabe, dass bei durchschnittenen Herznerven erhöhter Blutdruck, z. B. durch Verschluss der Aorta, Verengerung der feinen Arterien durch Reizung des Gefässcentrums oder einflussreicher Gefässnerven (Splanchnicus), die Pulsfrequenz erhöht, während Abnahme des Blutdrucks sie vermindert (Ludwig & Thiry), ist neuerdings bestritten (Knoll, Nawrocki) und vertheidigt worden (Tschiriew). Für das Froschherz wird umgekehrt angegeben, dass Druckerhöhung die Pulsation verlangsamt (Marey).

2. *Hemmende Herznerven.* Der Vagus hat die merkwürdige Eigenschaft, bei anhaltender (mechanischer, chemischer oder electrischer) oder rhythmischer Reizung die Herzcontractionen zu verlang-

samen (und zu schwächen, Ludwig & Coats), und bei starker Reizung Stillstand des ganzen Herzens in Diastole zu bewirken (Ed. Weber, Budge). Bei Säugethieren (und Menschen) besteht eine solche Reizung, vom Ursprung des Vagus in der Medulla oblongata ausgehend, während des ganzen Lebens; denn eine Durchschneidung der Vagi erhöht plötzlich die Pulsfrequenz.

Beide Vagi haben meist ungleich starke Wirkung. Ist der Nerv erschöpft, so schlägt das Herz wieder, kann aber durch den andern Vagus von Neuem zum Stillstand gebracht werden. Während des Stillstandes macht directe Herzreizung eine einzelne Pulsation. Die Wirkung des Vagus hat ein Latenzstadium (Donders, vgl. die Muskelphysik) und eine Nachwirkung. Bei neugeborenen Thieren fehlt die beständige Vaguserregung (Soltmann), zuweilen auch die Wirkung künstlicher Reizung (v. Anrep).

Am Froschherzen kann man durch Reizung des Sinus, an welchem die Vagusfasern verlaufen, die Erscheinungen der Vagusreizung hervorrufen (vgl. oben). Starke Abkühlung, ebenso Vergiftung mit Curare oder Atropin, lähmt die Vagusendigungen im Herzen; Nicotin erregt sie zuerst und lähmt sie dann.

Muscarin bewirkt einen diastolischen Herzstillstand, der durch Curare und Nicotin nicht aufgehoben wird, wohl aber durch Atropin (Schmiedeberg). Dies beweist, dass Muscarin einen Hemmungsapparat reizt, aber nicht die von Curare oder Nicotin beeinflussten Vagusendigungen, sondern einen peripherischer gelegenen, also wahrscheinlich ein Hemmungscentrum (vgl. p. 61), das seinerseits durch den Vagus erregt wird und dessen Wirkung auf das Herz vermittelt; derselbe Hemmungsapparat wird durch Atropin gelähmt, nicht durch Nicotin.

Der Vagus enthält neben den hemmenden auch beschleunigende Fasern, seine Reizung wirkt bei Vergiftung mit Atropin (s. oben) beschleunigend (Schmiedeberg). Sehr schwache Vagusreizung bewirkt zuweilen auch ohne Atropin Beschleunigung des Herzschlages (Schiff, Giannuzzi).

Das Centrum der herzhemmenden Vagusfasern liegt im verlängerten Mark, dessen Reizung ebenfalls Stillstand macht. Ausserdem bewirkt Reizung vieler sensibler Nerven, ebenso Klopfen der Baucheingeweide (Goltz), Herzstillstand, ein Erfolg, der nach Durchschneidung der Vagi wegfällt. Das Centrum steht also unter reflectorischer Wirkung zahlreicher Nerven, von deren beständiger Erregung der Tonus der Vagi bei Warmblütern herzurühren scheint (Bernstein).

Reflectorische Herzlähmung ist bei folgenden Nerven beobachtet: Bauch- und Halsstrang des Sympathicus, Splanchnicus, Vagus selber (ein Vagus central gereizt, der andre intact gelassen), die gewöhnlichen sensiblen Nerven. — Der Vagustonus wechselt auch aus centralen Ursachen, im Allgemeinen analog der Erregung des Athmungscentrums: jede Inspiration wirkt etwas pulsverlangsamend, noch stärker die Dyspnoe (Traube, Donders), ebenso Blutandrang zum Gehirn; Aufblasung der Lunge beschleunigt den Puls durch Herabsetzung des Vagustonus. — Starke sensible Reizung hemmt die Reflexe auf den Vagus, wie alle anderen Reflexe.

3. *Beschleunigende Herznerven.* Reizung der Medulla oblongata oder des Halsmarks bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz durch Beschleunigungsnerven, welche durch die Rami communicantes der unteren Cervicalnerven und das Ganglion stellatum in den Plexus cardiacus eintreten, und in diesem Verlaufe gereizt den gleichen Erfolg haben (v. Bezold, M. & E. Cyon, Schmiedeberg, u. A.) Der Halssympathicus (v. Bezold) und der Vagus (s. oben) führen ebenfalls meistens beschleunigende Fasern. Das Centrum derselben, über dessen Erregungsbedingungen Nichts bekannt ist, scheint in der Med. oblongata zu liegen; es ist nicht beständig erregt, denn die Rückenmarksdurchschneidung bewirkt keine Verlangsamung des Herzschlags, wenn die indirecte Verlangsamung durch vorherige Durchschneidung der Splanchnici (s. unten) ausgeschlossen ist (Gebr. Cyon).

Der zeitliche Verlauf der Acceleranswirkung (bei directer Reizung) ist wesentlich von dem der Vaguswirkung verschieden, sie tritt viel langsamer ein, und schwindet langsamer. Wird Vagusreizung auf Acceleransreizung superponirt, so bewirkt sie dieselbe relative Verlangsamung wie sonst; die Wirkungen beider Nerven stören sich gegenseitig nicht, sie haben also wahrscheinlich verschiedene Angriffspuncte im Herzen und sind nicht blosse Antagonisten. Die Acceleransreizung wirkt sehr ähnlich wie Erwärmung des Herzens. (Ludwig mit Schmiedeberg, Bowditch und Baxt.)

b. Die Innervation der Gefässe.

Zahlreiche Thatsachen, wie die Schamröthe, die Erection, die Zunahme der localen Blutfülle durch Wärme und die Abnahme durch Kälte deuten auf eine vom Herzen unabhängige Veränderlichkeit der Gefässweite und auf eine Einwirkung des Nervensystems. Da die Arterien in ihrer Media circuläre glatte Muskelfasern besitzen, ist die Veränderlichkeit ihres Lumens verständlich. Contraction dieser Muskeln verengt die Arterie und vermindert den Blutzufluss zu ihrem Capillarbezirk, macht daher Blässe, Kühle, Schrumpfung; Erschlaffung vermehrt den Blutzufluss und macht Röthe, Wärme und Schwellung.

1. *Gefässverengende Nerven.* Fast an allen Körpertheilen sind Nervenfasern nachgewiesen, deren Reizung die Gefässe verengt; man nennt sie vasomotorische oder constrictorische Fasern. Durchschneidung dieser Fasern macht Gefässerweiterung, ein Zeichen, dass die vasomotorischen Fasern eine centrale tonische Erregung, die Arterien einen Tonus besitzen.

Ueber den peripherischen Verlauf der vasomotorischen Fasern ist Folgendes festgestellt: 1) Kopf. Sie entspringen im unteren Theil des Halsmarks, und ver-

laufen im Halssympathicus (Bernard), am Kopf treten sie in die Bahnen verschiedener Hirnnerven, besonders des Trigeminus über. Bei manchen Thieren führt auch der Auricularis cervicalis direct Gefässnerven zum Ohr (Schiff). 2) Brusteingeweide. Sie entspringen vom Halsmark und gehen durch das 1. Brustganglion (Brown-Séquard, Fick & Badoud, Lichtheim). 3) Baucheingeweide. Sie entspringen vom Brustmark und verlaufen im Splanchnicus, welcher durch die grosse Capacität des Bauchgefässbezirks der einflussreichste Gefässnerv ist (v. Bezold, Cyon & Ludwig); vom Splanchnicus treten sie durch die abdominalen Ganglien in den Plexus lienalis, mesentericus, renalis etc. über. 4) Extremitäten. Sie entspringen aus gewissen Theilen des Rückenmarks, im Allgemeinen nicht zusammen mit den sonstigen Nerven der betr. Extremitäten; erst durch Vermittlung des Sympathicus gehen sie in die vorderen Spinalwurzeln oder den peripheren Verlauf der Extremitätennerven über, jedoch führen die Wurzeln auch eine Anzahl directer Fasern (Schiff, Bernard, Pflüger, Cyon u. A.).

2. *Gefässerweiternde Nerven.* An manchen Körpertheilen kommen Gefässerweiterungen unter dem Einfluss des Nervensystems vor, wie die Erectio penis, die Schwellung des Hahnenkammes, welche ihrer Natur nach nicht gut aus blossem Nachlass der Erregung der vasomotorischen Nerven erklärbar sind. Nachdem nun an einzelnen Körperstellen active Gefässerweiterung auf Reizung gewisser Nerven beobachtet war, ist neuerdings fast überall das Dasein gefässerweiternder Fasern neben den verengenden festgestellt. Da gefässerweiternde Muskeln nicht nachweisbar sind, vermuthet man, dass die erweiternden Nerven den von den vasomotorischen Nerven oder peripherischen Ganglien (s. unten) erregten Tonus durch Einwirkung auf die Gefässe oder Ganglien hemmen. Durchschneidung gefässerweiternder Nerven bewirkt keine Verengung, sie besitzen also keinen Tonus.

Die erstentdeckten und zugleich sichersten Erweiterungsfasern sind solche, welche nicht mit verengenden zusammen verlaufen. So enthält die Chorda tympani Erweiterungsfasern für die Submaxillardrüse (Bernard) und den vorderen Zungenabschnitt (Vulpian), der Glossopharyngeus für den hinteren Zungenabschnitt (Vulpian), die Nervi erigentes für die Arterien und die Corpora cavernosa des Penis (Eckhard, Lovén). Am Ohre ist die Existenz dilatirender Fasern schon frühzeitig dadurch erwiesen, dass dasselbe nach Durchschneidung des Halssympathicus noch sich bei psychischer Erregung des Thieres röthet (Schiff). Beim Hunde enthält der Halssympathicus selbst auch gefässerweiternde Fasern für Lippen, Zahnfleisch und Wangenschleimhaut (Dastre & Morat). — An den Extremitäten sind die erweiternden Fasern nur sehr schwer von den verengenden experimentell zu trennen, weil beiderlei Fasern in gleicher Bahn verlaufen; Reizung des Ischiadicus wirkt auf die Hautgefässe der Pfote je nach Umständen verengend oder erweiternd (Goltz); bei schwachen rhythmischen Reizen, sowie einige Tage nach Durchschneidung des Nerven ist die Erweiterung begünstigt (Heidenhain & Ostroumoff, Kendall & Luchsinger). Bei verengten Hautgefässen (in der Kälte) macht die

Reizung Erweiterung, bei erweiterten (in der Wärme) Verengung (Lépine, Bernstein).

Bei Reizung eines Muskels vom Nerven aus erweitern sich gleichzeitig mit der Contraction die Muskelgefässe (Ludwig & Sczelkow); diese Erweiterung tritt auch ohne die Contraction, bei curarisirten Thieren ein, und beruht auf der Mitreizung gefässerweiternder Fasern im Nervenstamm, welcher daneben auch gefässverengende enthält (Ludwig mit Hafiz, Gaskell u. A.).

Der Verlauf der gefässerweiternden Fasern ist im Allgemeinen der gleiche, wie der der verengenden.

3. *Gefässcentra und deren Erregung.* Nach Zerstörung des verlängerten Markes oder Durchschneidung des Halsmarkes verlieren sämmtliche Gefässe ihren Tonus, der arterielle Blutdruck sinkt fast auf Null (vgl. p. 55), und das anämische Herz arbeitet fruchtlos. Reizung der genannten Bezirke verengt dagegen alle Körpergefässe, der arterielle Blutdruck steigt mächtig und das Herz schwillt an (Ludwig & Thiry). Im verlängerten Mark liegt also ein allgemeines gefässverengendes Centrum (Gefässcentrum).

Die tonische Erregung desselben ist von mannigfachen Umständen abhängig; tonuserhöhende (in Folge dessen blutdruckerhöhende) Einwirkungen nennt man pressorische, vermindernde depressorische. Schon normal kommen centrale Schwankungen des Blutdrucks vor; stark pressorisch wirkt die Dyspnoe und Erstickung, ebenso die Einathmung kohlensäurereicher Luft, sowie locale Hirndyspnoe durch Verschluss der Hirnarterien, alles Einwirkungen, welche auch die übrigen Centra des verlängerten Markes erregen, besonders das Athmungscentrum. Die Erregung des Gefässcentrums nimmt sogar, wenn sie stark ist, einen dem respiratorischen synchronischen Rhythmus an (Traube-Hering'sche Blutdruckschwankungen), auf welchen Schiff die p. 56 f. besprochene Erscheinung zurückführen will.

Ausserdem giebt es pressorische und depressorische Nerven, deren Wirkung entweder auf Erregung resp. Hemmung des Gefässcentrums oder auch auf entgegengesetzte Beeinflussung eines Erweiterungscentrums zurückgeführt werden kann. Dasselbe gilt von den psychischen Einwirkungen auf die Gefässe (Schamröthe, Erection etc.), welche aus Verbindungen des Grosshirns mit den Centren des verlängerten Marks erklärt werden müssen.

Die Feststellung der pressorischen und depressorischen Fasern begegnet ähnlichen Schwierigkeiten wie die der direct gefässverengenden und erweiternden, weil beide Gattungen meist in gleicher Bahn verlaufen. Im Allgemeinen wirkt fast jeder Nerv bei Reizung seines centralen Endes auf den Blutdruck ein. Schmerz-

hafte Reizung von Nerven, Haut, Schleimhäuten, inneren Organen erhöht den Blutdruck (Lovén u. A.), wirkt aber trotzdem erweiternd auf die Gefässe der Haut und der Muskeln (Heidenhain). Die Erfolge sind ausserdem wechselnd nach Art und Zustand des Thieres und nach dem Modus der Reizung. Ein Vagusast, welcher vom Herzen kommt, der R. depressor, wirkt depressorisch (Cyon & Ludwig). Andere Vagusfasern wirken wie gewöhnliche sensible Nerven pressorisch.

Der nach Durchschneidung des Rückenmarks verschwindende Tonus der Arterien stellt sich nach einiger Zeit wieder her, um nach Zerstörung des unteren Markabschnittes von Neuem zu verschwinden. Dies beweist, dass die vasomotorischen Nerven in ihrem Verlauf durch das Mark, wie alle übrigen Nerven (vgl. Centralorgane), in der grauen Substanz Station machen und hier centralen Erregungen zugänglich sind (Goltz, Vulpian). Diese spinalen Gefässcentren sind auch reflectorischer (pressorischer und depressorischer), sowie dyspnoischer und thermischer Erregung fähig.

Auch nach Durchschneidung der Gefässnerven selbst stellt sich der Arterientonus wieder her (Schiff). Dies deutet auf die Existenz noch weiterer peripherischer (ganglióser) Gefässcentra, durch welche auch die Erscheinungen der localen Gefässerweiterung bei Entzündung, durch Wärme (p. 59, 64), ferner die Wirkung der gefässerweiternden Nerven (p. 65) u. dgl. vielleicht erklärbar sind.

Auch an entnervten Gefässgebieten, sogar an ausgeschnittenen Organen (Ludwig & Mosso), zeigt sich dyspnoische Verengerung der Gefässe, besonders bei Wiedererholung des erstickten Organes, wobei seine Erregbarkeit zunimmt, während der dyspnoische Reiz noch fortbesteht (Luchsinger, S. Mayer). Auch diese Erscheinungen beruhen möglicherweise auf peripherischen Ganglien. Endlich besitzen manche Gefässgebiete selbstständige, vom Herzen unabhängige Pulsationen oder wenigstens langsame Capacitätsschwankungen (z. B. die Ohrarterien des Kaninchens, die Schwimmhautgefässe des Frosches), welche zum Theil von Gefässnerven unabhängig zu sein scheinen. Manche andere pulsirende Gebilde haben herzartig verdickte Musculatur (Axillarherz der Chimaeren, Bulbus aortae der Amphibien und Fische).

Ueber die Innervation der Capillaren und Venen ist noch nichts Sicheres ermittelt.

Die complicirten Verhältnisse der Gefässinnervation deuten auf eine nervöse Regulirung des allgemeinen Blutdruckes und der localen Blutzufuhr hin, für deren vollkommenes Verständniss die bisher bekannten Thatsachen noch nicht ausreichen.

Zweites Capitel.

Die Athmung.

Bei allen Thieren bemerkt man während des ganzen Lebens eine Aufnahme von Sauerstoff aus dem umgebenden Medium (Luft oder Wasser) und eine Abgabe von Kohlensäure an dasselbe. Dieser Process, und überhaupt derjenige Theil des Stoffwechsels, welcher gasförmige Stoffe betrifft, heisst Athmung oder Respiration. Kein Thier kann die Athmung auf die Dauer entbehren; Unterbrechung derselben, z. B. Aufzehrung des ganzen Sauerstoffvorrathes bei Einschliessung in eine beschränkte Luft- resp. Wassermenge, bewirkt den Tod, welcher in diesem Falle Erstickung heisst. Kaltblütige Thiere verzehren einen gegebenen Sauerstoffvorrath viel langsamer als gleich grosse Warmblüter, und ersticken auch nach plötzlichen Unterbrechungen der Athmung viel später.

Die atmosphärische Luft ist eine Mischung von etwa $^1/_5$ (0,208) Vol. Sauerstoff und $^4/_5$ (0,792) Vol. Stickstoff, einer sehr geringen, schwankenden Menge (0,0003—0,0005 Vol.) Kohlensäure und einer ebenfalls schwankenden Menge Wasserdampf (deren Maximum von der Temperatur abhängt). Diese Mischung steht unter einem Druck von etwa 760 mm. Hg (für Meereshöhe). — Das zur Athmung vieler Organismen dienende Wasser enthält ausser etwas Stickstoff und Kohlensäure bei 15° C. und 760 mm. Barometerstand höchstens $^1/_{12}$ (0,084) seines Volums an Sauerstoff in Lösung. Die in Wasser lebenden Thiere haben dem entsprechend ein verhältnissmässig geringes Sauerstoffbedürfniss.

Als eigentlicher Sitz des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäurebildung sind die Gewebe erkannt worden, das Blut aber als Vermittler ihres Gasaustausches mit dem äusseren Medium. Das Blut tritt mit diesem Medium in Verkehr, indem es ihm Sauerstoff entnimmt und Kohlensäure übergiebt, wobei es selber arteriell wird, und andrerseits mit den Geweben, indem es ihnen Kohlensäure entnimmt und Sauerstoff übergiebt und selber venös wird. Der erstere Verkehr, welcher an den dem Athmungsmedium exponirten Körperoberflächen, besonders aber in den Athmungsorganen geschieht, heisst äussere Athmung oder kurzweg Athmung; der letztere, welcher sich in allen Geweben vollzieht, innere Athmung.

I. Die chemischen Vorgänge bei der Athmung.

1. Die Blutgase.

Das Blut enthält beständig einen Vorrath an Gasen, deren Untersuchung (hauptsächlich durch G. Magnus, Lothar Meyer, Ludwig, Pflüger und deren Schüler) erst das volle Verständniss des Athmungsprocesses ermöglicht hat.

Physicalische Vorbemerkungen. Das Grundgesetz für die Absorption von Gasen durch Flüssigkeiten (Henry-Dalton-Bunsen'sches Gesetz) lautet: Die Volumeinheit einer Flüssigkeit kann bei gegebener Temperatur ein bestimmtes Volum eines Gases aufnehmen, welches als Absorptionscoëfficient der Flüssigkeit für das Gas bezeichnet wird. Der Absorptionscoëfficient nimmt mit zunehmender Temperatur nach einem in jedem Einzelfall besonderen Gesetze ab und wird beim Siedepunct der Flüssigkeit Null. Vom Druck ist der Absorptionscoëfficient unabhängig, woraus mit Zuhülfenahme des Mariotte'schen Gesetzes folgt, dass die aufgenommenen Gasgewichte dem Druck proportional sind. Da verschiedene Gase auf einander keinen Druck ausüben, so ist unter Druck hier nur der Partiardruck des betr. Gases zu verstehen. Wasser absorbirt z. B. aus der Atmosphäre nur so viel Sauerstoff als dem Partiardruck des Sauerstoffs in der Atmosphäre, also etwa $^{760}/_{5}$ = 152 mm. Hg entspricht. — Man kann also ein absorbirtes Gas aus einer Flüssigkeit austreiben: 1. indem man sie in ein Vacuum bringt, das beständig erneuert wird; 2. indem man sie in einen Raum bringt, der von dem betr. Gase frei ist und frei gehalten wird, also z. B. durch Hindurchleiten eines fremden Gases durch die Flüssigkeit; 3. durch Erhöhung der Temperatur, bis zum Siedepunct.

Gewisse Gase gehen mit bestimmten Körpern chemische Verbindungen (nach Aequivalentverhältnissen) ein, welche jedoch sich dissociiren, wenn sie mit einem Raume in Berührung sind, in welchem der Partiardruck des betr. Gases unterhalb einer gewissen Grenze liegt. Dieser Minimaldruck, der für das Bestehen der Verbindung Bedingung ist, ist für jeden einzelnen Fall eine Constante, die jedoch mit steigender Temperatur (ähnlich den Absorptionscoëfficienten) abnimmt. Aus diesen lockeren chemischen Gasverbindungen kann daher das Gas auf dieselbe Weise ausgetrieben werden wie aus blossen absorptiven Lösungen (durch das Vacuum, durch fremde Gase und durch Erwärmung). Sie unterscheiden sich aber von letzteren dadurch, dass bei Steigerung des Partiardrucks über die erwähnte Grenze die aufgenommenen Mengen nicht mehr mit dem Drucke wachsen. — Sind Körper, welche ein Gas locker chemisch binden, in einer Flüssigkeit gelöst, so findet neben der chemischen Bindung auch Absorption durch das Lösungsmittel selbst, seinem Absorptionscoëfficienten entsprechend statt; die absorbirten Gewichtsmengen sind dann also zu einem Theil dem Druck proportional, zu einem andern vom Druck unabhängig.

Der Grund der Abhängigkeit der aufgenommenen Gasmengen vom Partiardruck liegt offenbar darin, dass jedes aufgenommene Gas an der Oberfläche der Flüssigkeit eine Spannung besitzt, vermöge der es zu entweichen strebt; ist diese Spannung gleich dem Partiardruck des Gases im Raume über der Flüssigkeit, so findet

Gleichgewicht statt; ist sie grösser oder kleiner, so findet Austritt oder Aufnahme statt bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Im Gleichgewichtszustande, der sich nach einiger Zeit jedesmal herstellt (durch Schütteln beschleunigt), ist also der Partiardruck jedes Gases im Raum ein directer Ausdruck für die Spannung desselben Gases in der Flüssigkeit. Führt man den Begriff Spannung in die oben angedeuteten Gesetze ein, so lauten dieselben: 1. Bei einfacher physicalischer Absorption ist die Spannung eines aufgenommenen Gases a. abhängig von der Natur der Flüssigkeit und des Gases, b. proportional der aufgenommenen in Gewichten ausgedrückten Menge, c. abhängig von der Temperatur, mit welcher sie im Allgemeinen zunimmt, um beim Siedepunct unendlich gross zu werden. — 2. Enthält die Flüssigkeit einen das Gas locker chemisch bindenden Körper, so ist die Spannung nicht der ganzen aufgenommenen Menge proportional, sondern nur dem Ueberschuss über die zur Sättigung des bindenden Körpers nöthige Menge; ist der Körper nicht gesättigt, so bewirkt weitere Aufnahme des Gases keine Zunahme der Spannung, sondern diese bleibt bis zur Sättigung gleich dem oben erwähnten Grenzpartiardruck, der aber von der Temperatur abhängig ist.

Zur Entbindung, sowie zur qualitativen und quantitativen Bestimmung des Gasgehalts einer Flüssigkeit, z. B. des Blutes, kann man eins der drei oben genannten Mittel, oder eine Combination mehrerer derselben (z. B. Auskochen im Vacuum der Luftpumpe oder des Barometers) benutzen. Wegen der Sauerstoffzehrung (s. unten) muss man, um den wahren Gasgehalt des Blutes zu erhalten, dasselbe sofort nach der Entleerung entgasen oder bis zur Entgasung in Eis aufbewahren. — Um die Frage zu entscheiden, ob Gase im Blute einfach absorbirt oder locker chemisch gebunden sind, dienen Absorptionsversuche an entgastem Blute unter verschiedenen Drücken, oder Spannungsbestimmungen.

Zur Bestimmung der Gasspannungen einer Blutart hat man dieselbe nur mit einem abgeschlossenen Gasquantum zu schütteln; die Gasspannungen des letzteren nach dem Schütteln (ermittelt aus der Zusammensetzung und dem Gesammtdruck) sind dann ein directes Maass für die Gasspannungen im Blute (Ludwig). Der Versuch misst strenggenommen nur die Spannungen des Blutes am Ende des Schüttelns; er ist also um so richtiger, je weniger das Blut durch das Schütteln seine Gasspannung verändert, d. h. je grösser die verwendete Blutportion, je kleiner die verwendete Gasportion, endlich je näher diese schon von vornherein der Gasspannung des Blutes entspricht. Am richtigsten ist es das Blut gleichzeitig mit zwei Gasportionen zu schütteln, deren eine etwas höhere, deren andere etwas niedrigere Spannung besitzt als das zu untersuchende Blut, und aus beiden gefundenen Spannungen das Mittel zu nehmen („Aërotonometer“, Pflüger & Strassburg).

1. *Sauerstoffgas* ist stets in grossen Mengen im Blute, im arteriellen mehr als im venösen. Das Verhalten gasfreien Blutes gegen Sauerstoffgas zeigt, dass letzteres von Blut nicht bloss absorbirt, sondern zum grössten Theil chemisch gebunden wird. Die Sauerstoffaufnahme ist nämlich (dem Gewichte nach) vom Drucke bis auf einen kleinen Theil ganz unabhängig, folgt also nicht dem Dalton'schen Gesetz. Blosses Plasma, oder Serum wirken nur absorbirend, und zwar ebensoviel, wie der dem Dalton'schen Gesetze

folgende (absorbirte) Theil des vom Blute im Ganzen aufgenommenen Sauerstoffs beträgt (L. Meyer). Man muss deshalb annehmen, dass der Sauerstoff von einer in den Blutkörperchen enthaltenen Substanz locker chemisch gebunden, vom Wasser des Blutes aber nur absorbirt wird.

Als die den Sauerstoff locker chemisch bindende Substanz hat sich das Hämoglobin ergeben, welches die Fähigkeit besitzt, sich mit Sauerstoff und einigen anderen Gasen in festen Verhältnissen zu verbinden: 1 grm. Hämoglobin bindet 1,6—1,8 Ccm. Sauerstoffgas bei 0° und 760 mm. Hg-Druck gemessen). Die Verbindung ist krystallisirbar und etwas weniger löslich als das reine Hämoglobin. Ihre Lösungen sind heller roth als die des letzteren, nicht dichroitisch, während gasfreies Hämoglobin in dünnen Schichten grün ist, und zeigen im Spectralapparat zwei Absorptionsstreifen im Grün; das gasfreie besitzt nur Einen verwaschenen Streifen, der dem Zwischen-

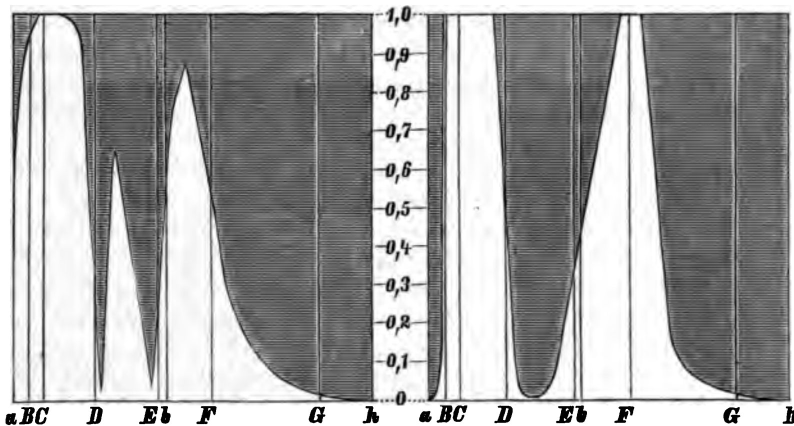


Fig. 4.

(Die Erklärung siehe auf der folgenden Seite.)

raume der beiden ersteren entspricht. Der Sauerstoff wird der Verbindung nicht bloss durch die oben erwähnten gasaustreibenden Mittel, sondern auch durch viele reducirende Substanzen (Schwefelwasserstoff, alkalische Oxydullösungen, Eisen, Stickoxyd u. s. w.) leicht entzogen. Das Blut verhält sich gegen Sauerstoff chemisch und optisch wie eine gleich starke Hämoglobinlösung, jedoch findet die Sauerstoffaufnahme wahrscheinlich, wegen der grossen Oberfläche der Blutkörperchen, viel schneller statt. Ueber Menge und Spannung des Sauerstoffs im Blute s. unten.

Ausser Sauerstoff vermag das Hämoglobin (und das Blut) auch Kohlenoxyd (L. Meyer) und Stickoxyd (Hermann) chemisch zu binden, und zwar in gleichem Volum-, also gleichem Aequivalentverhältniss. Von diesen Bindungen ist die des Sauerstoffs die lockerste, so dass der Sauerstoff durch Kohlenoxyd, dies aber wieder durch Stickoxyd verdrängt wird. Auch diese beiden Verbindungen sind als „lockere" zu bezeichnen, weil sie nach neueren Untersuchungen (Donders, Zuntz, Podolinski) ebenfalls durch physicalische Mittel zerlegbar sind; nur ist ihr Grenzdruck viel niedriger als der der Sauerstoffverbindung. Auch sie sind nicht dichroitisch und haben zwei Absorptionsstreifen, die beim Kohlenoxydhämoglobin etwas anders liegen als bei den beiden analogen Verbindungen. CO- und NO-Hämoglobin haben ähnliche hellrothe Farbe wie die O-Verbindung. — Bei der Zersetzung sauerstoffhaltigen Hämoglobins durch Säuren (p. 38) wird der Sauerstoff nicht frei und kann auch nicht ausgepumpt werden; er wird also durch eins der Zersetzungsproducte fest chemisch gebunden (L. Meyer, Zuntz, Strassburg). Dasselbe ist der Fall bei der Zersetzung des O-Hämoglobins durch Hitze, und auch das CO- und NO-Hämoglobin zeigen dasselbe Verhalten (Hermann & Steger). — Auf 1 Atom Eisen kann das Blut 2 Atome Sauerstoff aufnehmen (Hoppe-Seyler).

Die spectrale Absorption der Hämoglobinlösungen und des Blutes nimmt mit der Schichtdicke und der Concentration in der Weise zu, wie es die Schemata Fig. 4 (links für O-Hämoglobin, rechts für reducirtes) zeigen. Die verticalen Linien sind die Fraunhofer'schen, die horizontalen Mittelstriche zeigen die Zunahme der Concentration, resp. Schichtdicke an, und die von der betr. Horizontale geschnittenen Theile der dunklen Felder bezeichnen die Breite der entsprechenden Absorptionsstreifen.

Der Sauerstoff des Blutes wird an oxydirbare Substanzen so leicht abgegeben, dass man vermuthet hat, er besitze die Form des activen Sauerstoffs oder Ozons O_3. Hierfür werden folgende Eigenschaften des Blutes angeführt: 1. Das Blut, die Blutkörperchen und das Hämoglobin sind sog. „Ozonüberträger", d. h. sie vermögen das Ozon von ozonhaltigen Körpern (längere Zeit aufbewahrtes Terpenthinöl) auf leicht oxydirbare Substanzen (Ozonreagentien, z. B. Guajactinctur, welche sich durch Oxydation bläut) augenblicklich zu übertragen (Schoenbein, His); hierfür ist es gleichgültig, ob das Blut oder Hämoglobin sauerstoffhaltig ist oder nicht (z. B. mit CO gesättigt). 2. Blut und Hämoglobin können selbst Sauerstoff ozonisiren, also bei Gegenwart von Luft die Guajactinctur bläuen (A. Schmidt); enthält das Blut selbst Sauerstoff, so ist die Gegenwart von Luft für die Reaction nicht nöthig, wohl aber, wenn es mit CO gesättigt ist (Kühne & Scholz). Die Gegenwart von Ozon im Blute ist also hierdurch nicht bewiesen (Pflüger).

2. *Kohlensäure* findet man im venösen Blute in grösseren Mengen als im arteriellen. Ein Theil der Kohlensäure ist nur durch Säuren austreibbar, also fest (als Carbonat) chemisch gebunden. Die auspumpbare Kohlensäure könnte entweder bloss absorbirt, oder zum Theil locker chemisch gebunden sein. Eine lockere chemische Bindung könnte stattfinden: 1. durch das kohlensaure Natron des Plasma, 2. durch das phosphorsaure Natron des Plasma (Fernet), 3. durch noch wenig bekannte Verbindungen in den Blutkörperchen

(Pflüger & Zuntz, Ludwig & A. Schmidt). Ueber Menge und Spannung s. unten.

Da Lösungen, welche absorbirte oder locker gebundene Kohlensäure enthalten, sauer reagiren, so wäre die alkalische Reaction des Blutes ein Einwand gegen eine andere als feste Bindung der Kohlensäure (Preyer), wenn nicht Blut auch bei völliger Sättigung mit Kohlensäure alkalisch bliebe (Pflüger & Zuntz).

Kohlensaures Natron wird durch Zuleiten von Kohlensäure in doppeltkohlensaures Natron verwandelt: $CO_3Na_2 + CO_2 + H_2O = 2\,CO_3NaH$; durch gasaustreibende Mittel entsteht unter CO_2-Entwickelung wieder neutrales Salz. Neutrales phosphorsaures Natron nimmt ebenfalls CO_2 auf, und zwar auf 1 Aeq. Salz 1 Aeq. CO_2 (Fernet); es entsteht dabei saures phosphorsaures und saures kohlensaures Salz: $PO_4Na_2H + CO_2 + H_2O = PO_4NaH_2 + CO_3NaH$ (Hermann). Diese Mischung giebt unter dem Einfluss gasaustreibender Mittel CO_2 ab und es entsteht wieder neutrales phosphorsaures Salz.

Da das phosphorsaure Natron der Blutasche fast ganz von verbranntem Lecithin herrührt, so ist die soeben angeführte Bindung wahrscheinlich nur spurweise verwirklicht (Hoppe-Seyler & Sertoli). Da ferner Serum ebensowohl Kohlensäure unabhängig vom Druck bindet wie das ganze Blut, so muss wenigstens ein Theil der locker chemisch gebundenen Kohlensäure im Serum (d. h. im Plasma) stecken, vermuthlich also in Form von Bicarbonat, da das Blut Carbonate enthält. Für die Bindung eines Theils der Kohlensäure in den Blutkörperchen spricht, dass 1 vol. Blut kaum weniger Kohlensäure enthält als ein gleiches vol. Serum (Ludwig & Schmidt), und ferner dass die Kohlensäureabsorption des Blutes nach anderen Gesetzen mit zunehmendem Drucke wächst als die des Serums (Pflüger & Zuntz). Als CO_2 bindender Bestandtheil der Blutkörperchen hat sich das Hämoglobin herausgestellt; durch Behandlung mit CO_2 nimmt das Bindungsvermögen des Hämoglobins zu, indem sich Producte von stärkerer Bindekraft (Paraglobulin?) bilden (Setschenow).

3. *Stickstoff* enthält das Blut in viel geringeren Mengen und zwar nur absorbirt.

Beim Erwärmen (Thiry), ja selbst beim blossen Stehen (Brücke), giebt das Blut Spuren von Ammoniak ab, welche vielleicht von der Zersetzung eines im Blute enthaltenen Ammoniaksalzes herrühren (Kühne & Strauch), obwohl der Nachweis eines solchen im Blute bisher nicht gelungen ist (Brücke). Sauerstoffzutritt befördert die Ammoniakentwickelung (Exner).

So lange ein Thier normal athmet, zeigt es eine sehr bedeutende Verschiedenheit der Farbe und des Gasgehaltes im arteriellen und venösen Blute, und zwar lässt sich zeigen, dass der Farbenunterschied nur vom Sauerstoffgehalt abhängt. Auch künstlich lässt sich arterielles Blut durch Entziehung von Sauerstoff (Gaspumpe, Schütteln mit O-freien Gasen) dunkelroth, venöses durch Schütteln mit Luft oder Sauerstoff scharlachroth machen. An der Oberfläche röthet sich venöses Blut und durchschnittener venöser Blutkuchen sofort. Völlig entgastes Blut ist fast schwarz, stark dichroitisch und durch Zer-

störung der Blutkörperchen lackfarben (p. 36). Auch das Blut erstickter Thiere ist schwarz und fast sauerstofffrei.

Die Menge und Spannung der Gase ergiebt sich aus folgender Zusammenstellung (die Mengen nach Schöffer, die Spannungen nach Pflüger & Strassburg, das Erstickungsblut nach einer Zusammenstellung von Zuntz):

Blutart	Mengen in Volumprocenten*)			Spannung in mm. Hg		Spannung in Procenten des entspr. Schüttelgases	
	Sauerstoff	Kohlensäure	Stickstoff	Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
Arteriell	19,2	39,5	2,7	29,6	21,0	3,9	2,8
Venös	11,9	45,3	1,7	22,0	41,0	2,9	5,4
Differenz . . . . art. minus ven.	+ 7,3	— 5,8	+ 1,0	+ 7,6	— 20,0	+ 1,0	— 2,6
Erstickungsblut	0,96	49,5	2,1	—	—	—	—

*) Die Gasvolume sind für 0° und 760 mm. Druck berechnet.

Bemerkenswerth ist, dass das arterielle Blut in allen Gefässen gleiche Zusammensetzung und Spannungen hat, während das venöse von Natur und Thätigkeitsgrad des Organes abhängt, aus welchem es fliesst. Das Muskelvenenblut hat z. B. bei Ruhe des Muskels weit mehr Sauerstoff und weniger Kohlensäure als während der Contraction (Sczelkow). Das Venenblut der Tabelle ist gemischtes, wie es sich in den Venenstämmen, im rechten Herzen und in der Lungenarterie findet.

Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes stellt nicht ganz das Maximum dar, welches dasselbe aufnehmen kann. Durch Schütteln mit Luft, oder durch lebhafte künstliche Respiration des Thieres kann der O-Gehalt auf über 23 pCt. getrieben werden, was auch der Aufnahmsfähigkeit des im Blute enthaltenen Hämoglobins gut entspricht.

Beim Stehen entleerten Blutes ändert sich sein Gasgehalt durch die Anwesenheit reducirender Substanzen (s. unten sub 4), man muss daher die Entgasung sogleich vornehmen oder das Blut bei 0° aufbewahren.

2. Die Lungenathmung.

Der chemische Vorgang der Lungenathmung kann sowohl durch Vergleichung der ein- und ausgeathmeten Luft als auch durch Vergleichung des (venösen) Arterien- und (arteriellen) Venenbluts der Lunge erkannt werden. Letztere Vergleichung ist identisch mit der schon soeben erfolgten des arteriellen und venösen Blutes überhaupt und lehrt, dass das Blut beim Durchgang durch die Lungencapillaren an Kohlensäuregehalt und -Spannung verliert, dagegen an Sauerstoffgehalt und -Spannung gewinnt. Da nun die exspirirte Luft Kalk- und Barytwasser stark trübt, und in einem Raume, in welchem ein Thier bis zum Ersticken eingeschlossen war, sich fast kein Sauerstoff mehr findet (höchstens 3—4 pCt., Stroganow), so ergiebt sich, dass das

Blut in der Lunge der Luft Sauerstoff entzieht und Kohlensäure an sie abgiebt.

Ausserdem ist die ausgeathmete Luft auch wärmer und wasserreicher als die eingeathmete, der „Hauch" ist mit Wasserdampf für Körpertemperatur gesättigt, und bildet daher in der Kälte Nebel. Die Erwärmung und Befeuchtung der eingeathmeten Luft geschieht aber schon an den warmen feuchten Schleimhäuten des langen Athmungscanals, und ist nur zum kleinsten Theil dem Lungenblute zuzuschreiben. Allerdings ist das Lungenvenenblut etwas wasserärmer und nach einigen Autoren auch wärmer als das Lungenarterienblut (vgl. die Wärmelehre); auch andere chemische und selbst morphologische Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes werden behauptet.

Die Lunge scheidet spurweise Ammoniak aus, nachweisbar durch Nessler-sches Reagens (Thiry, Schenk). Ueber eine behauptete Stickstoffausscheidung s. unten. Die exspirirte Luft der Pflanzenfresser enthält häufig Grubengas, welches jedoch aus dem Magen stammt.

Quantitative Bestimmungen des Lungengaswechsels sind besonders für die Lehre vom Gesammt-Stoffwechsel wichtig, bei welcher ihre Hauptresultate mitzutheilen sind. Die einfachste Methode ist, die durch den Athmungsraum gegangene Luft durch Apparate streichen lassen, welche die gebildete Kohlensäure und das Wasser auffangen, so dass beides gewogen werden kann. Hierzu sind Aspirationsvorrichtungen nöthig, z. B. luftleere Räume (Andral & Gavarret), ein sich entleerendes Wassergefäss (Scharling), oder eine Saugpumpe (Pettenkofer). Die einströmende Luft muss entweder von CO_2 und H_2O befreit sein, oder ihr Gehalt an beiden muss ermittelt und in Abzug gebracht werden. Will man den Versuch im Grossen anstellen (wie bei dem Pettenkofer'schen Apparat, dessen Athmungsraum bequem einem Menschen zum Aufenthalt dienen kann), so genügt es, nur einen gemessenen Bruchtheil der ein- und austretenden Luft durch die Absorptionsflüssigkeiten streichen zu lassen, vorausgesetzt, dass die Gesammtmengen (durch Gasuhren) beständig gemessen werden. Der Sauerstoffverbrauch wird durch Rechnung gefunden. Nach einer anderen Methode, von Regnault & Reiset (neuerdings vereinfacht von Ludwig und dessen Schülern), wird in einem völlig abgeschlossenen Raume geathmet, der nur mit einem Sauerstoffbehälter in Verbindung steht; die gebildete Kohlensäure wird durch in Bewegung erhaltene Kalilauge fortwährend gebunden, und die dadurch entstehende Verminderung des Luftdrucks saugt fortwährend Sauerstoff ein; am Ende des Versuchs findet man dann die producirte Kohlensäure in der Kalilauge, den schon vorher vorhanden gewesenen Stickstoff im Raume; den verbrauchten Sauerstoff findet man aus der Abnahme des zu Anfang im Raume und im Sauerstoffbehälter vorhanden gewesenen Vorraths. Ein drittes Verfahren besteht darin, durch eine mit Ventilen versehene Gabelung (W. Müller) die In- und Exspirationsluft zu trennen, erstere aus einem gemessenen Vorrath zu beziehen, letztere in geeigneter Weise aufzusammeln. — Will man den Gaswechsel der gesammten äusseren Athmung bestimmen, so muss der Athmungsraum den ganzen Körper aufnehmen; sucht man nur den der Hautathmung, so athmet Mund und Nase durch ein besonderes nach Aussen geführtes Rohr; sucht man endlich nur den der Lungen, so besteht der Athmungsraum nur aus einer vor Mund und Nase gebundenen, luftdicht anschliessenden Maske oder,

bei Thieren, einer über den Kopf gezogenen Kautschukkappe, oder einer in die Trachea gebundenen Canüle.

Beim Regnault-Reiset'schen Verfahren lässt sich die Frage entscheiden, ob Stickstoff bei der Athmung eine Rolle spielt. Das von den Genannten gefundene Resultat, dass der Stickstoffvorrath im Raume langsam zunimmt, also eine geringe N-Ausscheidung stattfinde, findet in den Untersuchungen über den Gesammt-Stoffwechsel (s. d.) keine Stütze und lässt den Verdacht eines geringen Luftgehaltes des eingesogenen Sauerstoffgases zu.

Der Process der Lungenathmung wäre ohne Weiteres klar, wenn das Lungencapillarblut mit der äusseren Atmosphäre in Verkehr wäre. Da die O-Spannung der letzteren etwa 158 mm., die des venösen Blutes aber nur 22 mm. beträgt (p. 74), so muss durch einfache Spannungsausgleichung Sauerstoff in das Blut übergehen; da ferner die CO_2-Spannung in der Luft nur 0,38 mm., im venösen Blute aber 41 mm. ist, muss das Blut CO_2 an die Luft abgeben.

Da aber das Lungenblut nicht mit der äusseren, sondern mit der Alveolenluft verkehrt, welche stets O-ärmer und CO_2-reicher ist als die Atmosphäre, so entsteht die Frage, ob auch hier noch eine einfache Spannungsausgleichung angenommen werden darf. Hierzu ist eine directe Untersuchung der Alveolenluft erforderlich. Die erste Bestimmung geschah so (Ludwig & Becher), dass der Athem so lange als möglich angehalten, und dann die exspirirte Luft, welche jetzt nahezu als der Alveolenluft gleichkommend angesehen werden kann, untersucht wurde. Da aber eingewendet werden kann, dass das Anhalten des Athems einen abnormen Spannungszustand des Blutes schafft, wurde später (Pflüger & Wolffberg) durch einen „Lungencatheter“, welcher im Uebrigen die Athmung nicht unterbrach, der Inhalt eines einzelnen Lungenabschnitts mittels Einsetzung des Catheters in seinen Bronchialast entnommen. So zeigte sich die Kohlensäurespannung der Alveolenluft fast genau gleich der oben angegebenen des venösen Herzblutes (Wolffberg, Nussbaum), so dass also die Lungenathmung als einfache Spannungsausgleichung zwischen venösem Blute und Luft betrachtet werden kann. Die Diffusionsgeschwindigkeit in der Lunge ist so gross, dass auch ohne Absperrung, bei ruhiger Athmung, die Exspirationsluft des Hundes eine Kohlensäurespannung hat, die der des venösen Blutes nahe steht (im Mittel 2,8 pCt. CO_2 und 16,6 pCt. O_2).

Dies schliesst jedoch nicht aus, dass nicht die CO_2-Spannung des Blutes in der Lunge durch besondere Umstände erhöht, und dadurch die CO_2-Ausscheidung befördert wird. Gewisse Thatsachen sprechen

dafür, dass die Sauerstoffaufnahme in diesem Sinne wirkt. Man findet nämlich die Kohlensäurespannung des Blutes grösser wenn das Schüttelgas (p. 70) Sauerstoff enthält als wenn es sauerstofffrei oder der Ausgleichungsraum leer ist (Ludwig & Holmgren; Wolffberg). Der Sauerstoff erhöht also die Kohlensäurespannung, wirkt chemisch CO_2 austreibend. Ferner findet man (Ludwig & Schöffer, Sczelkow, Preyer), dass das arterielle Blut nicht bloss an auspumpbarer, sondern auch an fest, salzartig gebundener Kohlensäure ärmer ist als das venöse, ferner dass im Serum die Kohlensäurespannung viel kleiner ist als im Gesammtblut, und durch Zusatz von Blut erhöht wird, nicht aber durch blossen Sauerstoffzutritt. Hiernach würden die sauerstoffhaltigen Blutkörperchen eine chemische Wirkung äussern, durch welche Kohlensäure, besonders des Serums, aus festen Salzverbindungen frei gemacht und dadurch auspumpbar wird. — Dagegen sind die Versuche welche eine Betheiligung des Lungenparenchyms an der Kohlensäureaustreibung beweisen sollten (Blut sollte, wenn man es durch die Gefässe einer mit Stickstoff gefüllten Lunge leitet, mehr Kohlensäure an deren Gasraum abgeben als an einen einfachen, mit Stickstoff gefüllten Gasraum, J. J. Müller), neuerdings angefochten worden (Pflüger & Wolffberg).

Die genannte Wirkung der O-haltigen Blutkörperchen, welche anscheinend nur auf der Bildung einer Säure beruhen kann, ist auf verschiedene Weise denkbar: 1) Das Sauerstoff-Hämoglobin, welches sauer reagirt (Preyer), könnte selbst CO_2-austreibend wirken (Preyer); hierfür spricht unter anderm, dass Sauerstoffzutritt zu Blut unter denselben Bedingungen die Krystallisation des Hämoglobins befördert, wie die Abstumpfung der alkalischen Reaction des Blutes durch Säurezusatz (Kühne). 2) Der Sauerstoff könnte eine Zersetzung des Hämoglobins bewirken, durch welche eine Säure entsteht (bei gewissen Zersetzungen des Hämoglobins entstehen flüchtige Fettsäuren, Hoppe-Seyler). Bei Entgasung von Blut unter starker Eindunstung wird nämlich ebenfalls die fest gebundene Kohlensäure aus dem Blute, ja sogar aus zugesetzten kohlensauren Salzen, ausgetrieben (Pflüger); es ist denkbar, dass hierbei Säuren durch Zersetzung des Hämoglobins entstehen. 3) Die Säure könnte aus anderen Bestandtheilen der Blutkörperchen, z. B. aus Lecithin entstehen. Wenn die Kohlensäure wesentlich in den Blutkörperchen, vielleicht von einer Hämoglobinverbindung, gebunden ist (vgl. oben p. 72 f.), so könnte der O möglicherweise die CO_2 direct aus der Hämoglobinverbindung verdrängen. — Da gewisse Eiweisskörper (Globulin) aus Alkalicarbonaten unter Beihülfe des Vacuums CO_2 entwickeln, so hat man auch diesen Vorgang für den respiratorischen Process zu verwerthen gesucht (Hoppe-Seyler & Sertoli); doch stimmt er nicht zu der Erfahrung, dass Sauerstoff stärker CO_2-austreibend wirkt als das Vacuum.

Da die Lungenathmung zunächst eine Spannungsausgleichung zwischen Lungenblut und Alveolenluft ist, so wird das Blut in der

Lunge um so sauerstoffreicher und kohlensäureärmer, je mehr die Alveolenluft in ihrer Zusammensetzung der atmosphärischen Luft sich nähert, was wieder von der Energie der Lüftung, also von der Frequenz und Tiefe der Athembewegungen abhängt. So ist z. B. nachgewiesen, dass lebhafte künstliche Athmung den Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes bis zur Sättigung steigert (s. oben). Dagegen wirkt der Athmungsmodus auf den Sauerstoffconsum und die Kohlensäureproduction des Gesammtorganismus nicht ein, sondern derselbe hängt lediglich von den Functionen der Organe ab (Pflüger). Hieraus ergiebt sich ferner, dass nur in der Vergleichung der in längeren Zeiträumen in- und exspirirten Luft der Gaswechsel des Körpers einen richtigen Ausdruck findet.

3. Die Haut- und Darmathmung.

Auch wenn die Lungenathmung eliminirt ist (bei Fröschen durch Ausschneiden der Lungen, bei Warmblütern nach der p. 75 angegebenen Methode), ist noch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung wahrnehmbar, welche der Hautathmung oder Perspiration zuzuschreiben ist. Jedoch ist der Hautgaswechsel bei Warmblütern verschwindend klein gegen den der Lunge (die CO_2-Ausscheidung im Mittel etwa $^1/_{225}$ der pulmonalen, nach Zahlen von Aubert); bei Fröschen ist sie, bei der Kleinheit der Lungenoberfläche, und der Feuchtigkeit der Haut, relativ viel beträchtlicher. Die Existenz der Hautathmung erklärt sich aus der Spannungsausgleichung des durch die Hautgefässe strömenden Blutes mit der Luft, ihre Geringfügigkeit aus der Dicke der zwischenliegenden Epidermis und daraus, dass hier arterielles, und nicht venöses Blut zuströmt. — Zur Perspiration ist auch die Wasserverdunstung der Haut, welche bei Schweisssecretion besonders gross ist, zu rechnen, sowie die Verdunstung anderer, noch wenig bekannter Substanzen, welche den specifischen Geruch der Thiere uud Menschen verursachen. — Auch im Darm findet eine Art Athmung statt, indem der Sauerstoff der verschluckten Luft verschwindet und durch Kohlensäure ersetzt wird (vgl. Verdauung).

Für die functionelle Bedeutung der Hautathmung wurde früher angeführt, dass geschorene und überfirnisste Thiere unter starker Abkühlung schwer erkranken und sterben (Bernard). Dieser Tod hat aber mit Erstickung Nichts gemein, und scheint eher von der starken Hautreizung herzurühren, denn die Erscheinungen sind den nach ausgedehnten Hautverbrennungen auftretenden ziemlich ähnlich. Andere leiten dieselben von der Zurückhaltung unbekannter Ausdünstungsstoffe her.

Die Darmathmung gelangt bei einem luftschluckenden Fisch, dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis) zu wirklicher functioneller Bedeutung.

4. Die innere Athmung.

Die alte Ansicht (Lavoisier), dass die Kohlensäure in der Lunge selbst entstehe, ist durch den Kohlensäurereichthum des in der Lunge anlangenden venösen Blutes widerlegt. Diese Beschaffenheit lässt sich bis zu den Capillaren zurückverfolgen; entweder in ihnen, oder jenseits derselben in den Geweben, muss die Sauerstoffverzehrung und Kohlensäurebildung erfolgen. Das erstere ist an sich unwahrscheinlich, weil die Oxydationsprocesse so innig an die Functionen der Organe geknüpft sind, dass sie auch in ihnen ablaufen müssen. Am besten würde die Frage zu entscheiden sein, wenn sich die Gasspannungen der Gewebe ermitteln und mit denen des Blutes vergleichen liessen. Dies ist im Allgemeinen nicht direct möglich, aber in Gasräumen und Flüssigkeiten, welche allseitig von unverletzten Geweben umgeben sind (Gas abgebundener Darmschlingen, Gallen- und Harnblaseninhalt) findet man die Kohlensäurespannung bedeutend grösser als selbst im venösen Blute, woraus ein Kohlensäureübergang aus den Geweben in das Blut hervorgeht; wo aber die Kohlensäure entsteht, dahin muss auch der Sauerstoff wandern (Pflüger & Strassburg). Ein anderer Beweis für die Athmung der Gewebe liegt in dem Gaswechsel ausgeschnittener Organe (s. die Muskelphysiologie), sowie in dem Gaswechsel entbluteter Frösche, welcher kaum hinter dem normalen zurücksteht (Pflüger & Oertmann).

Eine andere Methode, indirect die Gasspannungen der Gewebe kennen zu lernen, wäre die Untersuchung der Gasspannungen der Lymphe (Ludwig mit Hammarsten & Tschiriew). Hier findet man die Kohlensäurespannung kleiner als im venösen Blut, wenn auch grösser als im arteriellen. Hieraus aber darf nicht geschlossen werden, dass die Kohlensäure nicht in den Geweben entsteht, denn die untersuchte Lymphe hat schon im Bindegewebe und in den Lymphdrüsen Gelegenheit gehabt, ihre Spannungen mit arteriellem Blute auszutauschen. Dass bei der Erstickung die Kohlensäure im Blute stärker zunimmt als in der Lymphe (Tschiriew), könnte auf dem verschiedenen Bindungsvermögen beider und dem unmittelbareren Abfluss des Blutes beruhen. Ein anderer, aber für sich nicht ausreichender Grund, der für die Gefässe als Sitz der Oxydationsprocesse zu sprechen schien, ist das Vorkommen leicht oxydirbarer (reducirender) Substanzen im Blute (s. oben), besonders im Erstickungsblute (A. Schmidt). Die Quelle dieser Substanzen (welche nicht im Plasma, sondern in den Körperchen enthalten sind, Afonassieff) kann aber im Blute selber liegen; die Lymphe enthält dieselben nicht (Hammarsten). Auch nimmt der Sauerstoffgehalt in der Wärme digerirten Blutes auffallend wenig ab (Schützenberger). — Die Sauerstoffspannung vieler Gewebe scheint geradezu Null zu sein, so dass sie also mit Begierde dem Blute Sauerstoff entziehen müssen. Der Muskel enthält z. B. keinen auspumpbaren Sauerstoff (Hermann).

Aus dem Gesagten erhellt die Bedeutung der lockeren Bindung

des Sauerstoffs und der Kohlensäure im Blute. Beide Gase sollen an einem Orte vom Blute durch Bindung aufgefangen, an einem anderen Orte aber weiter abgegeben werden. Dies wird durch die angegebene Abstufung der Spannungen erreicht:

Sauerstoffspannung:

äussere Luft $>$ Alveolenluft $>$ Blut $>$ Gewebe,

Kohlensäurespannung:

Gewebe $>$ Blut $>$ Alveolenluft $>$ äussere Luft,

da jedes Gas stets nach dem Orte geringerer Spannung wandert.

Die Energie der inneren Athmung ist natürlich für die verschiedenen Organe verschieden und wechselt in jedem einzelnen mit der Zeit je nach der Energie seiner Oxydationsprocesse. Einen Maassstab für jene Energie giebt die Vergleichung des Arterien- und Venenblutes des Organs in Bezug auf Gasgehalt und Farbe. In den Nierenvenen ist das Blut fast arteriell gefärbt, in den Muskelvenen sehr dunkel.

5. Der respiratorische Quotient.

Das Verhältniss der ausgeschiedenen Kohlensäure zum gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoff $(\frac{CO_2}{O_2})$, beide nach dem Volumen oder Aequivalent genommen, nennt man den „respiratorischen Quotienten“. Derselbe muss im Allgemeinen < 1 sein, da der Sauerstoff auch zu anderen Oxydationen als zur CO_2-Bildung verwandt wird (Bildung von Wasser, Schwefelsäure, Phosphorsäure etc.). Für kurze Zeiträume ändert sich der Quotient beständig, und kann, z. B. durch Muskelarbeit, > 1 werden, d. h. die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung sind nicht unmittelbar an einander gebunden.

Der Grund hiervon ist darin erkannt worden (Hermann, Pflüger), dass die CO_2-Bildung fast überall Resultat von Spaltungsprocessen ist, welche ohne Sauerstoffverzehrung verlaufen, während die letztere wesentlich an die Bildung der spaltbaren Substanzen geknüpft ist. Jemehr Verbrauch und Neubildung dieser Substanzen parallel gehen, um so mehr muss der respiratorische Quotient seinen Mittelwerth erreichen. In Zeiten vorwiegender Thätigkeit wird er sich erhöhen, in Zeiten vorwiegender Ruhe sich vermindern. Dies gilt nicht bloss für den Gaswechsel des Gesammtorganismus, sondern auch für den des einzelnen Organs, z. B. des Muskels.

Dass das Freiwerden von Kräften nicht an unmittelbare Verbrennung gebunden zu sein braucht, sondern auch bei solchen Spaltungs-

processen stattfindet, bei welchen die Atomumlagerung zur Sättigung stärkerer Affinitäten führt, ergiebt sich aus dem Princip der Erhaltung der Energie. Ein bekanntes Beispiel eines Spaltungsprocesses mit Wärmeentwicklung ist die alkoholische Gährung des Zuckers ($C_6H_{12}O_6 = 2\ C_2H_6O + 2\ CO_2$).

6. Athmung fremder Gasarten.

Für die Erhaltung des Lebens kann bei Warmblütern die Zufuhr von Sauerstoff auch die kürzeste Zeit nicht entbehrt werden; derselbe darf jedoch mit anderen unschädlichen Gasen (Wasserstoff, Stickstoff) gemengt sein, wie in der Atmosphäre.

Die Angabe, dass das Stickstoffoxydulgas längere Zeit hindurch den Sauerstoff vertreten könne (H. Davy), hat sich nicht bestätigt; reines N_2O bewirkt bei Warmblütern sofort Dyspnoe und Erstickung; beim Menschen wird erstere nur durch den Rausch (s. unten) subjectiv unmerklich (Hermann).

Unter hohem Druck wirkt Sauerstoffgas schädlich; die Thiere sterben, wenn der O-Partiardruck über 2000 mm. steigt, gleichgültig, ob der Sauerstoff rein, oder mit Stickstoff gemischt ist (Bert). Der Grund dieser Schädlichkeit, welche auch für Pflanzen gilt, ist noch nicht genügend aufgeklärt; auch das Leuchten des Phosphors erlischt bei hoher O-Tension.

Die übrigen Gasarten lassen sich folgendermassen eintheilen:

A. *Indifferente Gase.* Sie können, mit Sauerstoff gemischt, beliebig lange ohne Schaden geathmet werden; bewirken jedoch für sich geathmet Erstickung: Stickstoff, Wasserstoff, Grubengas.

B. *Irrespirable Gase.* Sie können nur spurweise, mit andern Gasen gemengt, eingeathmet werden, weil sie in grösserer Concentration reflectorisch Stimmritzenkrampf bewirken (s. unten); durch Trachealcanülen eingeführt wirken sie auf die Lunge zerstörend.

Hierher gehören alle Gase von starker chemischer Wirkung, wie Chlor, Fluor, Ozon, die gasförmigen Säuren (HCl, HFl, NO_2, SO_2, CO_2), die mit Sauerstoff oder mit Wasser Säuren bildenden Gase (NO, $COCl_2$, BCl_3, BFl_3, $SiFl_4$), die gasförmigen Alkalien (NH_3 und dessen Substitutionsproducte). CO_2 ist nur bei grösserer Concentration irrespirabel; über NO s. auch unten.

C. *Giftige Gase.* Dieselben können eingeathmet werden, bewirken aber durch ihre Aufnahme in das Blut schädliche oder tödtliche Veränderungen im Organismus.

Speciellere Angaben über diese Gase gehören in die Toxicologie. Von physiologischem Interesse sind: Kohlenoxyd CO, welches durch Verdrängung des Sauerstoffs erstickend wirkt (p. 72); Stickoxyd NO, ist wegen Bildung von NO_2 irrespirabel, würde aber dem Blute zunächst seinen O_2 entziehen, und dann sich selbst noch fester als CO mit dem Hämoglobin verbinden (p. 72). Sauerstoffentziehend (reducirend) wirken ferner auf Blut: H_2S (zersetzt weiterhin das Hämoglobin), PH_3,

AsH_3, SbH_3, C_2N_2. Berauschend wirkt das Stickoxydulgas N_2O, eine Reihe toxischer Erscheinungen bewirkt auch CO_2, wenn sie verdünnt genug ist, um eingeathmet zu werden.

II. Die Mechanik der Athmungsorgane.

1. Die Athmungsorgane im Allgemeinen.

Bei den niedersten Organismen mit sehr geringer Körpermasse genügt die blosse Umspülung der Oberfläche durch das Respirationsmedium (Wasser), um den Gasverkehr durch Diffusion zu unterhalten. Bei entwickelteren Thieren von grösserer Masse muss eine grössere Oberfläche für den Verkehr zwischen den Säften und dem Medium vorhanden sein. Bei den Thieren mit unentwickeltem oder fehlendem Blutgefässsystem muss das Respirationsmedium in den Körper eingeführt und darin verbreitet werden, um gleichsam überall die Säfte aufzusuchen; bei entwickeltem Blutgefässsystem dagegen kann die Blutmasse in ein Organ mit grosser Oberfläche geleitet werden, wo sie das Respirationsmedium antrifft und auf grossen Flächen mit ihm in Diffusionsverkehr treten kann. Ersteres geschieht durch verzweigte Röhrensysteme, welche den ganzen Körper durchziehen, nämlich die Wassergefässsysteme der Strahlthiere und Würmer, und die Luftröhren- oder Tracheensysteme der Arthropoden; — letzteres: bei Wasserathmung durch eine vom Wasser umspülte Ausstülpung der Körperoberfläche, die Kiemen der Mollusken, Krebse, Fische und Batrachierlarven, bei Luftathmung durch ein Einstülpungs-System, die Lungen der Amphibien, Vögel, Säugethiere und des Menschen. Als ein besonderes Athmungsmedium für den Foetus der Säugethiere und des Menschen ist endlich noch das sauerstoffhaltige mütterliche Blut zu betrachten. Das Begegnen des Blutes mit dem Athmungsmedium, d. h. beider Blutarten, geschieht in der Placenta (foetalis und uterina), in welcher durch Capillarwände der Gasverkehr vermittelt wird (s. d. Zeugungslehre).

2. Die Lungen und der Brustkasten.

Die menschlichen Athmungsorgane, die Lungen, sind zwei elastische Säcke, die ein verzweigtes Röhrensystem mit endständigen Bläschen (Alveolen) enthalten; die Oberfläche jeder Alveole ist noch dadurch vergrössert, dass ihre Wände durch hervorspringende Leistchen vielfach ausgebuchtet sind. Der Hohlraum der Lunge communicirt durch Luftröhre, Kehlkopf, Rachen und Nasen- oder Mundhöhle mit der äusseren Luft.

Die Lungen des Foetus sind luftleer, und sinken daher in Wasser unter. Durch die erste Athmung bei der Geburt werden die Lungen lufthaltig. Durch Einstechen von Fäden von der unversehrten Brustwand der Leiche aus, und darauf Eröffnung des Thorax, überzeugt man sich, dass die Lungen der Brustwand im unversehrten Zustande unmittelbar anliegen. Wird dagegen der Thorax ohne Weiteres geöffnet, so findet man die Lunge auf ein viel kleineres Volum zusammen-

gesunken, aber doch noch beträchtlich lufthaltig (sie schwimmt auf Wasser). Auch im Leben macht eine penetrirende Brustwunde sofort Zurücksinken der Lunge der eröffneten Brustseite, während Luft in die letztere (d. h. in ihren Pleuraraum) eindringt (einseitiger, event. doppelseitiger Pneumothorax). Dnrch Auspumpen der eingedrungenen Luft kann man die Lunge wieder in den alten Zustand zurückführen, indem sie durch die mit der Atmosphäre communicirende Luft ihres Röhrensystems entfaltet wird.

Der atmosphärische Luftdruck also ist es, welcher das ganze Leben hindurch die Lunge entfaltet und an die Thoraxwand angedrückt erhält.

Zur Ausfüllung des Thoraxraumes müssen nicht nur die Lungen, sondern auch Herz und Gefässe beitragen. Auf die Innenwand aller dieser Organe wirkt der atmosphärische Luftdruck, — auf die Lungen direct (durch Communication mit Trachea u. s. w.), auf das Herz indirect, da der ganze Körper, mithin sämmtliche ausserhalb des Thorax gelegenen Blutgefässe unter dem Luftdruck stehen, und diese mit dem Herzinhalt communiciren. Da somit auf alle im Thorax liegenden Hohlorgane derselbe Druck entfaltend wirkt, so werden dieselben einfach ihrer Dehnbarkeit entsprechend ausgedehnt werden; das dehnbarste Organ, die Lunge, wird daher bei Weitem am meisten zur Ausfüllung des Thorax beitragen müssen (am meisten über das natürliche Volum ausgedehnt werden), die dickwandigen Herzkammern am wenigsten (kaum merklich), sehr merklich dagegen die dünnwandigen Vorkammern und Venenstämme (vgl. p. 49). Ferner müssen auch die nachgiebigen Theile der Thoraxwand selbst, auf deren Aussenfläche ebenfalls der Atmosphärendruck wirkt, durch Hineinwölbung in den Thorax zur Ausfüllung oder vielmehr Verkleinerung des Thorax beitragen. Daher sind Zwerchfell und Intercostalweichtheile in den Thorax hineingewölbt. Der Spannungszustand aller den Thorax durch die Wirkung des Luftdrucks ausfüllenden Theile ist natürlich der gleiche; man bezeichnet ihn zuweilen als den „negativen Druck" des Brustkastens. Man kann diese Spannung messen, indem man die Luftröhre durch ein Manometer verschliesst und dann den Thorax öffnet; sie beträgt etwa 6 mm. Hg (Donders).

Vollständig kann die Elasticität der Lunge nach Eröffnung des Thorax ihren Luftgehalt nicht austreiben, wie schon oben erwähnt; der Grund hierfür liegt ohne Zweifel in den Reibungswiderständen der Bronchialröhren. Dagegen lässt sich eine Lunge völlig luftleer gleich der fötalen („atelectatisch") machen, wenn man die Luft allmählich durch ein absorbirbares Gas, z. B. Kohlensäure, verdrängt (Hermann & Keller). Die foetale Atelectase ist mit einer entsprechenden Compression des Thorax verbunden; die Wegnahme des uterinen Druckes reicht aber nicht aus, damit der Thorax durch seine Elasticität Luft einsauge (Bernstein), es muss Druck oder musculäre Inspirationsarbeit hinzukommen, weil zur Entfaltung atelectatischer Lungen viel grössere Kraft nöthig ist, als zu der einfach collabirter, wegen der Verklebung der Bronchien (Hermann & Keller).

Ueber den Kreislauf in der Lunge und die Wirkung der Thoraxaspiration auf den allgemeinen Kreislauf s. p. 57, über die Vasomotoren der Lunge p. 65. Die

Lungengefässe sind sehr dehnbar und haben einen sehr geringen Tonus, so dass Verschlüsse grosser Pulmonararterienstämme auf den grossen Kreislauf kaum zurückwirken (Lichtheim). — Ueber die glatten Bronchialmuskeln s. unten sub 5.

3. Die Athembewegungen.

Während des ganzen Lebens erfolgt eine abwechselnde Erweiterung und Verengerung des Brustkastens und somit der Lungen. Bei der Erweiterung (Einathmung, Inspiration) tritt jedesmal ein Quantum neuer Luft ein, bei der Verengerung (Ausathmung, Exspiration) wird ein Theil der Lungenluft regelmässig partiell erneuert, und dadurch der bereits besprochene Gasaustausch zwischen Luft und Blut unterhalten. Die schichtweise diffusorische Gaserneuerung, wie sie ohne Athembewegung eintreten würde, ist ein viel zu langsamer Process um dem Ventilationsbedürfniss der Alveolen zu genügen.

Die Inspiration geschieht stets durch Muskelwirkung. Die regelmässig wirkenden Inspirationsmuskeln sind: das Zwerchfell, die Scaleni und die Intercostales, namentlich die externi. Bei absichtlich tiefer oder wegen irgendwelcher Hindernisse angestrengter Inspiration treten noch andere, accessorische Inspirationsmuskeln in Thätigkeit, zunächst die Serrati postici und die Levatores costarum, bei höchster Athemnoth die Sternocleidomastoidei, Pectorales, Serrati antici etc. Des Zwerchfell erweitert den Thoraxraum, indem es sich bei seiner Contraction, namentlich an den musculösen Partien, abflacht, und an seinen Rändern, mit denen es in der Ruhe an der Thoraxwand anliegt, sich von ihr abhebt. Die übrigen Muskeln wirken erweiternd durch Hebung der Rippen; sie haben im Allgemeinen einen Verlauf von hinten und oben nach vorn und unten, und sind an ihrem oberen Ende durch die Wirbelsäule oder (Pectorales, Serrat. antic.) festgestellte Theile der oberen Extremität, fixirt.

Jede Rippe ist vermöge ihrer beiden an zwei Wirbelkörpern und einem Querfortsatze befindlichen Gelenke um eine horizontale Axe drehbar. Die Drehaxen je zweier correspondirender Rippen convergiren nach vorn unter Winkeln, die von oben nach unten abnehmen (oben 125°, unten 88°, Volkmann). Jede Rippenhebung, d. h. Drehung um die Axe nach oben, macht die geneigte Ebene, die man sich durch den Rippenbogen gelegt denkt, mehr horizontal, erweitert somit den Thorax im Querschnitte. Die Drehung der Rippen um ihre Axe ist jedoch durch die, freilich nachgiebigen, elastischen Knorpel, durch die sie mit dem Sternum verbunden sind, auf enge Grenzen beschränkt. Mit jeder Rippenhebung erfolgt daher ausser einer Hebung des Sternum auch eine leichte Torsion der Knorpel um ihre Längsaxe. Aus der Lage der Drehaxen folgt ferner (Volkmann), dass die obern

Rippen, deren Axe mehr frontal steht, den Thorax mehr in sagittaler Richtung erweitern, die unteren dagegen, mit mehr sagittaler Axe, mehr in frontaler Richtung — Inwieweit ferner die Intercostalmuskeln als Rippenheber zu betrachten sind, ergiebt sich aus Folgendem (Hamberger): Sind in nebenstehender Figur RR′ nnd rr′ die hinteren (nach vorn absteigenden) Stücke zweier benachbarten Rippen in ihrer Ruhestellung, RR″ und rr″ dieselben in der Inspirationsstellung, stellt ferner a b eine Faser der Intercostales externi, c d eine der interni dar, so muss offenbar, wie schon der Augenschein lehrt, der Abstand a b in der gehobenen Stellung (a′b′), c d dagegen in der gesenkten, am kleinsten sein. Hieraus folgt umgekehrt, dass Verkürzung von a b beide Rippen heben, von c d dagegen beide senken muss. Diese schematische Betrachtung reicht aber wegen der vom Angulus costae an aufsteigenden Gestalt der Rippen, sowie wegen des beschränkten Verbreitungsbezirks beider Faserrichtungen nicht aus. Ueber die inspiratorische Wirkung der Externi ist kein Zweifel; dagegen ist die exspiratorische der Interni streitig. Neuerdings wird nach graphischen Versuchen behauptet, dass sie sich abwechselnd mit dem Zwerchfell contrahiren, also in der That Exspiratoren sind (Hartwell & Martin).

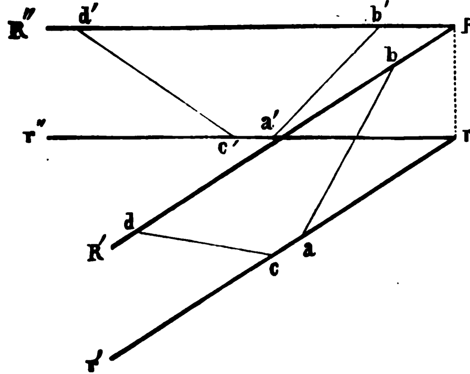


Fig. 5.

Während die Rippenheber den Thorax im Querschnitt erweitern, vergrössert die Zwerchfellcontraction den Längendurchmesser. Je nachdem die Rippen- oder die Zwerchfellsbewegung vorwiegt, unterscheidet man einen Costal- und einen Abdominaltypus der Athmung (letzterer Name rührt davon her, dass jede Zwerchfellabflachung die Baucheingeweide nach unten drängt, also die Bauchwand hervorwölbt). Der Costaltypus ist beim weiblichen, der Abdominaltypus beim männlichen Geschlechte meist der vorwiegende.

Die Exspiration geschieht in der Regel passiv, nämlich dadurch, dass die bei der Inspiration aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Thoraxwandungen nach dem Aufhören der Inspirationskräfte durch Schwere und Elasticität wieder in jene zurückkehren. Die Schwere zieht die gehobenen Rippen wieder herab; die Elasticität der Lungen zieht das Zwerchfell wieder in die Höhe und die Thoraxwände einwärts, die Elasticität der torquirten Rippenknorpel bringt die Rippen wieder in ihre natürliche Lage. — Bei angestrengter oder behinderter Exspiration treten auch hier Muskelkräfte in Thätigkeit, und zwar haben die Exspirationsmuskeln im Allgemeinen die Rich-

tung von hinten und unten nach vorn und oben. Die hauptsächlichsten Exspirationsmuskeln sind die Bauchmuskeln, welche bei ihrer Contraction den Bauchinhalt comprimiren und dadurch das Zwerchfell in die Höhe treiben; auch ziehen sie die Rippen nach unten; dasselbe thun die Quadrati lumborum und die Serrati postic. infer. (welche jedoch nach Henle und Landerer durch Fixirung der Zwerchfellinsertion inspiratorisch wirken). Die Rippen werden ferner gesenkt durch die Intercostales interni (s. oben). Wie die Herabziehung der Rippen den Thorax verengt, ergiebt sich aus dem oben Gesagten.

Da die Lungen jeder Bewegung der Thoraxwand nachfolgen müssen, so bewirkt jede Inspiration eine Vergrösserung der Lungen im Querschnitt und in den Längsdurchmessern (auch in der Wandschicht, da die Randtheile des Zwerchfells sich von der Thoraxwand abheben). Letztere ist mit einem Herabrücken der ganzen Lunge längs der Thoraxwände verbunden, und bedingt schon für sich, auch ohne Erweiterung des Thoraxquerschnittes, eine Vergrösserung des Lungenquerschnitts, da durch das Herabrücken in dem kegelförmigen Thorax jede Lungenschicht in einen tieferen, also grösseren, Thoraxquerschnitt gelangt. Das Herabrücken der Lungen zieht auch Luftröhre und Kehlkopf bei der Inspiration etwas nach unten, was man leicht von aussen bemerkt.

Der respiratorische Wechsel des Luftgehaltes der Lungen, welcher höchst wahrscheinlich hauptsächlich die nachgiebigsten Theile, die Alveolen, betrifft, ist je nach der Tiefe der Athmung sehr verschieden. Die in- oder exspirirten Luftvolumina kann man bequem durch calibrirte Glockengasometer (sog. Spirometer) oder Gasuhren messen.

Fig. 6.

Die Volumina, um welche es sich handelt, ergeben sich ohne Weiteres aus beistehendem Schema (die Zahlen in Ccm. nach Hutchinson).

Die gewöhnliche Athmung ist, wie man sieht, sehr flach, besonders beim Manne, und wechselt nur etwa $^1/_{10}$ des gesammten Luftgehalts der Lungen. Der grösste mögliche Luftwechsel (die Vitalcapacität) wechselt dagegen über $^2/_3$.

Da es sehr schwer ist, willkürlich den Stand gewöhnlicher In- und Exspiration herzustellen, so sind die drei oberen Volumina sehr unsicher, sicherer ihre Summe, die Vitalcapacität, welche durch tiefste Einathmung, und dann tiefste Ausathmung in das Spirometer, gemessen wird. Sie zeigt sich von Körpergrösse, Geschlecht, Beschäftigung u. s. w. abhängig, bei erwachsenen Männern beträgt sie im Mittel 3770 Ccm. (Arnold). Noch viel unsicherer ist die Residualluft, welche meist durch Einathmung eines Quantums Wasserstoff, und Bestimmung des in der Ausathmung fehlenden, also der Residualluft proportionalen Antheils desselben gemessen wird (H. Davy). Nach neueren Angaben, welche auf ebenso unsicheren anderen Methoden beruhen (Neupauer, Waldenburg; Druckmessungen bei Einathmung aus abgeschlossenem kleinen Luftvolum), soll sie gegen 10000 Ccm. betragen.

Der oben zu $^1/_{10}$ bei gewöhnlicher Athmung veranschlagte mechanische Ventilationscoëfficient ist nicht identisch mit dem chemischen, da, wie durch die Davy'sche Wasserstoffmethode gefunden wird (Gréhant), ein Theil der eingeathmeten Respirationsluft gleich bei der folgenden Exspiration wieder herausgeht, also nichts zur Erneuerung beiträgt; der chemische Ventilationscoëfficient wäre hiernach nur etwa $^4/_5$ des mechanischen. Die letzte Spur von 500 Ccm. eingeathmeten Wasserstoffs ist nach der 6. bis 10. Respiration entleert (Gréhant).

Ausser den Volumänderungen kann man auch die Durchmesser- und Umfangsänderungen des Thorax messen, oder graphisch registriren, erstere durch Tasterzirkel, zwischen deren Branchen elastische Hohlkörper eingeschaltet sind (Thoracographen, Stethographen), letztere durch Gürtel mit ähnlicher Einschaltung (Pneumographen, Atmographen); die Druckänderungen in den Hohlkörpern werden durch den Marey'schen Pantographen registrirt. Auch kann man einzelne Puncte des Brustumfanges oder des Zwerchfells auf Triebwerke, welche mit Zeigern verbunden sind (Sibson's und Ransome's Thoracometer), oder auch schreibende Hebelsysteme (Rosenthal's Phrenograph, Riegel's Stethograph) wirken lassen, u. dgl.

Die Athembewegungen verändern zugleich den Druck im Thorax und den Blutgefässen. Der negative Druck im Thorax und im Herzen (die „Aspiration des Thorax") wird durch Inspiration vermehrt, durch Exspiration vermindert. Bei activer Exspiration mit behindertem Lufteintritt durch Verschluss der Stimmritze wird die eingeschlossene Luftmasse comprimirt, der Thoraxdruck positiv, und das Einströmen des Blutes in die Venenstämme und das Herz behindert (vgl. p. 58). Dieser Zustand tritt besonders beim Schreien und Drängen (Bauchpresse) ein; bei letzterem dient die im Thorax eingeschlossene Luft als Widerlager für die Compression des Bauchinhaltes.

Der (in der Ruhe dem Atmosphärendrucke gleiche) Druck der in den Athemwegen enthaltenen Luft erleidet wegen der Enge der Zugänge (Nasenlöcher, Stimm-

ritze) geringe Schwankungen, eine negative (etwa 1 mm.) bei der Inspiration, eine positive (1—3 mm.) bei der Exspiration (Donders). Man kann sie nachweisen: bei Thieren, indem man ein Manometer seitlich mit der Trachea in Verbindung setzt, beim Menschen, indem man das Manometer in ein Nasenloch bringt und bei geschlossenem Munde durch das andere athmet. Nach neueren Messungen (J. R. Ewald) sollen diese Schwankungen nur etwa 0,1 mm. betragen; man kann sie graphisch registriren. — Das registrirende Luftröhrenmanometer zeigt (Ceradini) auch cardiale Schwankungen („cardiopneumatische Bewegung"), welche hauptsächlich daher zu rühren scheinen, dass die Lunge wie ein Marey'sches Luftkissen den Herzschlag registrirt.

An Kehlkopf, Luftröhre und Brust hört man, namentlich bei der Inspiration, Athmungsgeräusche, welche an den ersteren einen hauchenden (bronchialen), an der Lunge einen schlürfenden oder zischenden (vesiculären) Character haben, erstere dem Laut h oder ch, letztere dem w oder f ähnlich.

4. Die zuleitenden Luftwege.

Oberhalb des Kehlkopfs setzt sich der Respirationscanal, unter Kreuzung des Digestionscanals, in das Cavum pharyngonasale, die Choanen und die Nasenhöhle fort; durch die Mundhöhle wird nur ausnahmsweise geathmet. Der ganze Respirationscanal besitzt eine nach aussen gerichtete Flimmerbewegung, welche für die Herausbeförderung von Staub, Russ, Schleim aus der Lunge von fundamentaler Bedeutung ist. Auch sonst ist der Zuleitungscanal reich an Schutzvorrichtungen für die Lunge, so das Geruchsorgan, die Verschlussvorrichtung der Stimmbänder, die Entleerungsbewegungen des Niesens, Hustens, Räusperns etc., endlich die Vorwärmung der Luft in dem langen Canal.

An den Athembewegungen betheiligt sich der Zuleitungsapparat activ durch inspiratorische Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze, erstere beim Menschen nur in der Dyspnoe beträchtlich. Das passive Herabrücken des Kehlkopfs bei der Inspiration ist schon oben erwähnt (p. 86). Ueber die Function der glatten Bronchialmuskeln ist nichts Sicheres bekannt (s. unten sub 5).

Die Mechanik des Stimmritzenschlusses ist bei der Lehre von der Stimme zu erörtern. Die Bedeutung desselben zeigt sich in dem Schutze gegen irrespirable Gase (p. 81), dem Abfangen von Speisetheilchen beim Falsch-Schlucken u. s. w. Nach Durchschneidung beider Vagi gehen die Säugethiere nach 24 bis 48 Stunden an einer Fremdkörperpneumonie zu Grunde, welche im Wesentlichen von Lähmung des Kehlkopfes, verbunden mit Schlucklähmung, herzuleiten ist (Traube, O. Frey). — Niesen, Räuspern und Husten sind reflectorische, mit Schall verbundene Sprengungen von Verschlüssen, ersteres zwischen Gaumensegel und Rachenwand, letztere zwischen den Stimmbändern; hierdurch können Schleim

und Fremdkörper herausgeschleudert werden. Die respiratorischen Luftströme im Zuleitungsapparat werden in mannigfachster Weise zu anderen Zwecken verwendet, zum Hauchen, Schnäuzen, Gurgeln, Blasen, Singen, Sprechen u. s. w. Bis auf beide letzteren, welche in der speciellen Bewegungslehre behandelt werden, sind diese Vorgänge ohne Erläuterung verständlich.

5. Der Rhythmus und die Innervation der Athembewegungen. Die Erstickungserscheinungen.

Die Athembewegungen erfolgen unwillkürlich (auch bei Schlafenden und Betäubten) in einem bestimmten Rhythmus und mit bestimmter Tiefe. Der Wille kann beides beliebig variiren, auch, freilich nur auf kurze Zeit, die Bewegung unterdrücken. Die durchschnittliche Frequenz ist beim Erwachsenen 18 in der Minute.

In frühem und spätem Lebensalter, beim weiblichen Geschlecht, bei erhöhter Temperatur, bei Muskelanstrengungen, während der Verdauung, bei Gemüthsbewegungen, nach einer zeitweisen Unterdrückung (also etwa bei denselben Momenten, die die Herzfrequenz erhöhen) sind die Athembewegungen häufiger. Im Allgemeinen kommen in jedem Zustande auf 4 Herzcontractionen eine In- und Exspiration. — Der Einfluss der Affecte betrifft nicht bloss die Frequenz, sondern oft auch Tiefe und Form der Athembewegung; letztere bewirkt zuweilen characteristische Töne oder Geräusche im Zuleitungsrohre. So sind mit Schallerscheinungen verbunden: die schnell auf einander folgenden Inspirationen des Schluchzens, die tiefe Inspiration mit folgender kräftiger Exspiration beim Seufzen, die langsame und anhaltende Inspiration durch den krampfhaft geöffneten Mund beim Gähnen, die stossweise unterbrochene Exspiration des Lachens u. s. w.

Das Centralorgan für die Athembewegungen liegt im verlängerten Mark; Verletzung der betr. Stelle (Näheres s. unter Centralorgane) hebt sogleich die Athmung auf und ist für Warmblüter tödtlich (Flourens); man hat sie daher als „Lebensknoten“ bezeichnet.

Die Athmungsnerven (Phrenici, Intercostales, Thoracici etc.) entspringen jedoch nicht direct aus dem Athmungscentrum, sondern aus dem Rückenmark. Hohe Rückenmarkdurchschneidung hebt daher ebenfalls die Athmung auf, durch Trennung der Verbindungsstränge vom Athmungscentrum.

Unter günstigen Umständen, besonders nach Darreichung von Strychnin, sieht man auch an so operirten Thieren noch schwache automatische Athmung und dyspnoische und reflectorische Beeinflussung derselben. Die Athmungsfasern gehen also durch das Rückenmark nicht einfach hindurch, sondern machen in der grauen Substanz, wie die Gefässnerven (p. 65) Station; diese Theile der grauen Substanz haben ähnliche Centralfunctionen wie das Athmungscentrum (P. Rokitanski, v. Schroff, Langendorff).

Die Thätigkeit des Athmungscentrums wird höchst evident durch das Athmungsbedürfniss beeinflusst. Wird künstlich durch Luft-

einblasungen das Blut arteriell gemacht (p. 74), so hört die selbstständige Athmung auf (Apnoe). Umgekehrt wird die Athmung vertieft, und es betheiligen sich immer mehr accessorische Athemmuskeln (Dyspnoe), wenn aus irgendwelchem Grunde die Venosität des Blutes zu gross ist, z. B. bei Vergeblichkeit der Athembewegungen durch Pneumothorax, Verschluss der Luftwege etc., oder bei Sauerstoffmangel im Athmungsraum. Die Dyspnoe ist ein regulatorischer Act, welcher häufig das Blut auf die normale Beschaffenheit bringt; bei weiterer Zunahme der Venosität des Blutes geht sie jedoch in allgemeine klonische und tetanische Krämpfe (Erstickungskrämpfe) über, welche auf immer weiterem Umsichgreifen der Erregung im verlängerten Mark, und (nach Rückenmarkdurchschneidung) im Rückenmark beruhen. Zu diesen Erregungserscheinungen gehört auch der schon (p. 66) besprochene allgemeine Gefässkrampf, ferner eine Erweiterung der Pupille. Bei immer fortschreitender Venosität des Blutes tritt schliesslich allgemeine Lähmung (Erstickung, Asphyxie, Suffocation) ein, weil der Sauerstoffmangel alle Organe unerregbar macht, so dass die vorhandenen dyspnoischen Reize nicht mehr wirken. Ihr Fortbestand zeigt sich jedoch darin, dass bei Widerzufuhr von Sauerstoff die ersten Erscheinungen dyspnoische Erregungserscheinungen sind (vgl. p. 67).

Die Thatsache der Apnoe beweist, dass auch die gewöhnliche Athmung durch den Reiz des Athmungsbedürfnisses, welcher noch näher zu untersuchen ist (s. unten), hervorgerufen wird. Der Angriffspunct dieses Reizes ist das Athmungscentrum selbst, und nicht wie Manche behauptet haben, die peripherischen Enden seiner sensiblen Nerven; denn die Athmung besteht noch fort, wenn alle zum Athmungscentrum tretenden centripetalen Nerven durchschnitten sind (J. Rosenthal); die Athmung ist also kein Reflexact.

Noch sicherer wird dies dadurch bewiesen, dass auch locale Hirndyspnoe dyspnoische Athmung und Erstickungskrämpfe bewirkt. Unterbindet man nämlich alle vier Hirnarterien, so verfällt das Thier in Dyspnoe, Krämpfe und wird asphyctisch (Kussmaul & Tenner). Die Ursache liegt in dem gestörten Gaswechsel der Hirnsubstanz (J. Rosenthal); dass nicht die Anämie an sich die Krämpfe macht, wird dadurch bewiesen, dass Hemmung des venösen Abflusses die gleiche Wirkung hat (Hermann & Escher). Die Athmungscentra reagiren also auf den dyspnoischen Zustand mit immer stärkerer Erregung (ebenso die des Rückenmarks, s. oben). Auch die

erste Athmung des Neugeborenen wird hauptsächlich durch Dyspnoe (Unterbrechung der bisherigen Placentarathmung) bewirkt (Schwartz); jedoch spielen auch Hautreize eine Rolle, da man durch dieselben vorzeitige Athembewegungen auslösen kann.

Auch bei der Verblutung treten Dyspnoe und Krämpfe ein, welche sich ebenfalls aus dem gestörten Gaswechsel der Athmungscentra erklären lassen. Häufig wird als Athmungsreiz statt des dyspnoischen Zustandes des Athmungscentrums der dyspnoische Zustand des Blutes, welches mit ihm in Berührung ist, bezeichnet, was für die meisten Fälle auf das Gleiche hinauskommt; der hier gewählte Ausdruck ist aber, wie das letzterwähnte Beispiel zeigt, der allgemeiner richtige.

Im dyspnoischen Zustande ist sowohl Sauerstoffmangel als Kohlensäureanhäufung vorhanden, und man kann fragen, welches dieser beiden Momente den eigentlichen dyspnoischen Reiz darstellt. Festgestellt ist, dass sowohl O-Mangel ohne CO_2-Anhäufung, nämlich Einathmung oder künstliche Einblasung von indifferenten, O-freien Gasen (H, N, N_2O) Athmung und Dyspnoe bewirkt (Rosenthal), als auch umgekehrt CO_2-Anhäufung ohne O-Mangel, nämlich Einblasung sehr CO_2-reicher, aber durchaus nicht O-armer Gasmischungen (L. Traube). Die Argumentation, dass auch im ersteren Falle in Wahrheit eine CO_2-Anhäufung stattfinde, weil indifferente Gase die CO_2 nicht so vollständig aus dem Blute austreiben können wie O (vgl. oben p. 76 f.), dass also in allen Fällen die CO_2 das erregende Moment sei (Thiry), ist dadurch widerlegt, dass bei N-Athmung im Blute keine CO_2-Anhäufung stattfindet (Pflüger). Man muss also schliessen (Dohmen, Pflüger), dass sowohl O-Mangel an sich, als auch CO_2-Anhäufung an sich, erregend auf das Athmungscentrum wirken; indess wäre noch denkbar (Hermann), dass die CO_2 das allein erregende Moment ist, ihre Wirkung aber um so schwächer, je grösser der gleichzeitige O-Gehalt (wie z. B. die Wirkung des Strychnins durch Sättigung des Blutes mit O verhindert wird, s. beim Rückenmark).

In der Apnoe ist der Sauerstoffgehalt im arteriellen Blute vermehrt (p. 74), im venösen aber vermindert (Ewald); letzteres wahrscheinlich durch Verminderung der Stromgeschwindigkeit, in Folge bedeutender Herabsetzung des arteriellen Blutdrucks (Pflüger).

Die oben angeführten Erstickungserscheinungen sind wesentlich andere, wenn der O-Mangel sehr allmählich eintritt; die Dyspnoe ist dann geringer, die Krämpfe bleiben aus, der Körper wird allmählich kühler (vgl. auch unter thier. Wärme), die Leistungsfähigheit vermindert, die Gefässe sind erschlafft und mit dunklem Blute erfüllt (Cyanose). Im abgeschlossenen Luftraum wird der Sauerstoff bis auf geringe Reste verzehrt. Ueber Erstickungsblut vgl. oben p. 74, über Stoffwechseländerungen durch chronische Athemnoth s. unter Stoffwechsel des Gesammtorganismus.

Ausser dem angeführten Einflusse wirken noch zahlreiche nervöse Regulationen auf das Athmungscentrum ein, so der Wille (wie schon erwähnt), d. h. es existiren Verbindungen zwischen Grosshirn und Athmungscentrum. Ferner kann durch Reizung der verschiedensten Sinnesnerven die Athmung beeinflusst werden: verstärkt, verflacht, beschleunigt, verlangsamt, ganz angehalten. Namentlich von

den Hautnerven ist dies bekannt, aber auch im Verlaufe der höheren Sinnesnerven und ihrer nächsten Centra sind Spuren solcher Einwirkungen gefunden worden (Martin & Booker).

Am mächtigsten sind jedoch diese Einwirkungen bei den sensiblen Nerven des Athmungsapparates selbst, vor allem beim Vagus. Durchschneidung eines oder beider Vagi verlangsamt und vertieft (in compensirendem Maasse, J. Rosenthal) die Athmung, schwache Reizung der centralen Vagusenden beschleunigt sie. Der Erfolg starker Reizung ist unbeständig, meist exspiratorischer, häufig aber inspiratorischer Stillstand (letzterer kann als äusserste Beschleunigung bis zum Tetanus aufgefasst werden). Von den Aesten des Vagus macht besonders der Laryngeus superior bei Reizung exspiratorischen Stillstand (Rosenthal). Diese Erscheinungen deuten darauf, dass der Vagus sowohl beschleunigende als auch verlangsamende Fasern enthält und letztere zugleich Exspirationsmuskeln in Thätigkeit bringen.

Ueber die natürliche Erregung dieser regulatorischen Fasern ist wenig Sicheres bekannt; die beschleunigenden sind, wie die Wirkung der Durchschneidung zeigt, beständig erregt. Aufblasung der Lunge wird durch eine Exspiration, Ansaugung durch eine Inspiration beantwortet, so lange die Vagi erhalten sind (Hering & Breuer); der Dehnungszustand der Lunge ist also ohne Zweifel eins der peripherisch wirksamen Momente. Aber auch andere Einflüsse sind thätig; z. B. macht Einführung reizender Dämpfe in die Lungen einen Inspirationstetanus, vorausgesetzt dass die Vagi intact sind (Knoll). Sicher wirken auch im Kehlkopf auslösende Einflüsse, auf denen z. B. der Husten beruht. Da die Rhythmik der Athmung auch nach Durchschneidung der Vagi besteht, so können diese Erregungen nur insofern als „Selbststeuerung“ der Athmung aufgefasst werden, als sie einen gewissen mittleren Thoraxstand zu erhalten tendiren.

Auch von der Nasenschleimhaut aus (durch den Trigeminus) wird auf das Athmungscentrum gewirkt; Reizung macht exspiratorischen Athmungsstillstand (Hering & Kratschmer); das Niesen ist ferner schon als reflectorisch modificirte Athembewegung erwähnt.

Bei Hirn- und Herzkranken kommt zuweilen ein eigenthümliches periodisches Aussetzen der Athmung vor, wobei jede Respirationsreihe mit einer tiefen Inspiration beginnt (Cheyne-Stokes'sches Phänomen). Da sich künstlich durch Gifte und durch Verletzungen in der Nähe des Athmungscentrums ähnliche Erscheinungen hervorrufen lassen, so liegt wahrscheinlich eine Schädigung des unbekannten die Rhythmik bedingenden nervösen Mechanismus vor, welche an die Gruppenbildung verletzter Herzen (p. 62) erinnert (Luciani u. A.).

Die Erscheinungen des Asthma bronchiale deuten auf einen Krampf der schon erwähnten (p. 88) glatten Bronchialmuskeln hin. Reizung der peripherischen Vagusenden macht eine kaum nachweisbare Verkleinerung des Lungenvolums (Schiff, Gerlach u. A.); eine deutlichere Wirkung zeigt sich beim Durchtreiben von Luft

durch die an der Oberfläche mit Löchern versehene Lunge: Vagusreizung vermehrt deutlich den Widerstand; wahrscheinlich sind die verengenden Contractionen nicht allgemein, sondern vielleicht peristaltisch ihre Stelle wechselnd, woraus sich der geringe Einfluss auf das Volum erklären würde (Mac Gillavry).

Drittes Capitel.

Die Absonderungsvorgänge und ihre Producte.

I. Der Absonderungsvorgang im Allgemeinen.

Unter Absonderung oder Secretion versteht man die Bildung von Flüssigkeiten, welche entweder in innere Hohlräume des Körpers (z. B. Darmcanal, Pleurahöhle) oder auf die äussere Oberfläche ergossen werden, und welche man Secrete nennt. Die meisten werden von besonderen Absonderungsorganen oder Drüsen geliefert, einige beständig, andere nur zu gewissen Zeiten. Die Substanz der Secrete stammt aus dem Blute, welches jedoch nur durch die geschlossene Capillarwand hindurch Stoffe abgiebt.

Häufig wird der Begriff der Absonderung dahin erweitert, dass man alle Ausgaben des Blutes darunter einreiht; es sind dann auch alle Gewebssäfte und Gewebe, ferner die respiratorische CO_2-Ausscheidung als Secrete zu betrachten. Von geringer Bedeutung ist es, den nach aussen fliessenden Secreten eine besondere Bezeichnung als Excrete zu geben. Richtiger bezeichnet man als Excrete die Auswurfsstoffe des Organismus, gleichgültig auf welche Weise sie entstehen (ihre Aufzählung s. beim allgemeinen Stoffwechsel).

Die nicht von Drüsen gelieferten Absonderungen, wie die Flüssigkeiten der serösen Säcke, der Gelenke, der Hirnhöhlen, werden auch als Transsudate bezeichnet, ein Name der für den jetzigen Stand der Wissenschaft nicht mehr passt. Sie werden am Schluss des Capitels abgehandelt; das Folgende betrifft wesentlich die Drüsenabsonderung.

1. Die Absonderungsorgane.

Die Drüsen sind Organe, welche einen einfachen oder verästelten Canal enthalten, der mit Zellen ausgekleidet und von Blutgefässen umsponnen ist; der Stamm dieses Canals heisst Ausführungsgang. Bei den einfachsten Drüsen bilden die Zellen nur eine Fortsetzung des Epithels derjenigen Fläche, auf welche der Drüsencanal mündet. Bei den meisten Drüsen sind aber die tieferen Zellen von specifischem

Bau, und namentlich ist dies der Fall bei denjenigen Drüsen, deren Canäle an ihren feinsten Enden mit Erweiterungen (Acini) versehen sind, welche ein Zellenlager enthalten; diese Erweiterungen haben häufig kein freies Lumen, sondern sind ganz mit specifischen Zellen erfüllt. Das Wesentliche der Drüsen ist somit ein von Gefässen umsponnenes Zellenlager, welches meist als Wandschicht eines Röhrensystems entwickelt ist; die Oberfläche dieser Schicht ist durch vielfache Verzweigung, zuweilen auch durch knäuelförmige Aufwicklung der Röhren, sehr gross, bei Zusammendrängung auf ein möglichst kleines Volumen. Ausserdem sind die meisten Drüsen reich an Lymphgefässen und Nerven. Die Lymphgefässe entspringen aus den Spalträumen zwischen den Drüsencanälen, Gefässen, Nerven etc., die Nervenfasern verzweigen sich in der Drüse, und sind in manchen Drüsen bis zu den Zellen verfolgt worden (Pflüger).

Die Drüsen mit verzweigtem Canal heissen zusammengesetzte, diejenigen ohne endständige Erweiterung der Canäle tubulöse, solche mit endständigen Erweiterungen acinöse. Der Ausführungsgang grösserer Drüsen enthält häufig Erweiterungen, die als Reservoirs für das fertige Secret dienen (Harnblase, Samenblase), oder er hängt mit wandständigen Reservoirs durch Canäle zusammen (Gallenblase). — Die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang (Milz, Lymphdrüsen, Follikel, Nebennieren, Thymus, Schilddrüse) sind keine Absonderungsorgane, und werden bei der Lehre von der Blutbildung besprochen.

Gewinnung der Secrete. Manche Secrete gewinnt man einfach durch Auffangung bei der natürlichen Entleerung, oder durch Aufsammlung aus ihren Reservoirs nach Freilegung der letzteren. Meist aber ist zur Gewinnung reiner Secrete und zur Feststellung ihrer Absonderungsgeschwindigkeit die Anlegung von Fisteln am lebenden Thiere erforderlich, d. h. künstlicher Oeffnungen des Ausführungsganges, und Einführung von Röhren in den letzteren. Auch Flächensecrete, welche aus zahlreichen kleinen Drüsen der Schleimhaut stammen, kann man durch Fisteln, d. h. künstliche Oeffnungen des betr. Organs (Magenfisteln, Darmfisteln), nach aussen entleeren. Beide Arten von Fisteln kommen beim Menschen zuweilen pathologisch vor.

2. Die Absonderungsvorgänge.

Da die Stoffe der Secrete aus dem Blute stammen, so würde man an einen rein physicalischen Austritt derselben denken können, wenn nicht fast alle Secrete chemische Substanzen enthielten, welche im Blute nicht vorgebildet sind, also in der Drüse durch chemische Processe entstehen. Immerhin enthalten alle Secrete eine Anzahl Blutbestandtheile, vor Allem Wasser, Salze, häufig Eiweissstoffe, und es liegt nahe, wenigstens für diese Stoffe eine physicalische Ausscheidung durch Filtration oder Endosmose anzunehmen; Filtration,

weil ausserhalb der Capillaren wohl stets ein geringerer Druck herrscht als in denselben, Endosmose, weil das Blut eine andere Zusammensetzung hat als die die Capillarwand bespülenden äusseren Flüssigkeiten, so dass eine Tendenz zur Ausgleichung, d. h. zum Austritt und Eintritt von Stoffen vorhanden sein muss.

So unzweifelhaft aber auch diese Vorgänge in gewissem Grade stattfinden, so wenig ist bei den meisten Secreten nachweisbar, dass sie wesentlich zur Bildung derselben beitragen. Vor Allem spricht hiergegen, dass viele Drüsen nur zu gewissen Zeiten absondern, obgleich doch der Blutdruck beständig vorhanden ist, und ebenso die Bedingungen des endosmotischen Verkehrs. Freilich ist für viele dieser Drüsen erwiesen, dass gleichzeitig mit der Secretion die Blutgefässe sich erweitern, also der Capillardruck steigt; aber einmal sieht man an nicht drüsigen Organen keineswegs mit der Gefässerweiterung eine Filtration eintreten oder zunehmen, und zweitens kann durch Einwirkung von Giften die Secretion unmöglich werden, während die Gefässerweiterung nach wie vor hervorgerufen werden kann (Heidenhain); auch giebt es Einwirkungen, welche Secretion hervorrufen und gleichzeitig die Drüsengefässe verengen (Bernard). Die wichtigsten Thatsachen aber sind, dass die Secretion fortdauern kann, auch wenn der Druck in den Drüsencanälen unvergleichlich höher ist als in den Blutcapillaren der Drüse (Ludwig), und ferner an circulationslosen oder ausgeschnittenen Drüsen (Ludwig).

Diese Thatsachen, im Verein mit den schon berührten chemischen Processen, deuten darauf hin, dass der ganze Secretionsprocess eine Leistung der Drüsenzellen ist, welche bisher der Erklärung ebensosehr sich entzieht, wie die Leistungen anderer Elementarorgane (Muskeln, Nerven etc.). In der That sind bei manchen Drüsen auch morphologische, mit der Secretion verbundene Vorgänge in den Drüsenzellen entdeckt worden (Heidenhain). Auch enthalten manche Secrete morphologische Bestandtheile.

Die chemischen Umsetzungen in den Drüsen sind nachweisbar mit Wärmeentwicklung verbunden (Ludwig), also mit Sättigung stärkerer Affinitäten; sie scheinen aber nicht durchweg oxydativer Natur zu sein, sondern eher in Spaltungen zu bestehen (vgl. die Pancreassecretion). Bei solchen Secretionen, welche nur im Blute präexistirende Stoffe zur Ausscheidung bringen, also nicht mit chemischen Umsetzungen verbunden sind, wirken die Zellen zuweilen durch spe-

cifische Anziehung für gewisse Stoffe wesentlich mit (vgl. Harnsecretion).

Die Bedeutung der Gefässerweiterung bei der Secretion scheint wesentlich in der erleichterten Zufuhr von Materialien für die Secretbildung, besonders auch von Sauerstoff, zu liegen.

3. Die Absonderungsnerven.

Alle Absonderungen stehen sichtlich unter dem Einfluss des Nervensystems, namentlich erfolgen die nur temporären lediglich auf Nervenreizung. Die oben gegen die Erklärung der Absonderung aus Filtration angeführten Gründe widerlegen zugleich die Annahme, dass die Absonderungsnerven lediglich Gefässnerven seien. Vielmehr müssen die Absonderungs- oder secretorischen Nerven eine besondere Nervengattung sein, welche direct die unbekannten Absonderungsprocesse der Drüsenzellen hervorrufen oder verstärken. Einige Erscheinungen sprechen auch für das Dasein absonderungshemmender Nervenfasern. Die mit der Secretion verbundenen Circulationsänderungen in den Drüsen rühren nachweisbar von besonderen gefässerweiternden und verengenden Fasern her, welche den Drüsennerven beigemischt sind.

4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen.

An den grösseren Drüsen des Frosches verhalten sich künstliche Querschnitte und Aetzstellen negativ electrisch gegen die natürliche Oberfläche (Matteucci); jedoch fehlt diese Wirkung nach Entfernung des Blutgehaltes der Drüse (Hermann), und hängt daher wahrscheinlich mit Vorgängen im Blute zusammen, zumal sie auch anderen bluthaltigen Organen zukommt.

Von viel grösserer Bedeutung sind die an drüsenreichen Häuten und Schleimhäuten beobachteten Ströme. Die Haut und die Schleimhäute des Frosches besitzen eine von der Aussenfläche gegen die Innenfläche gerichtete electromotorische Kraft, welche sehr beträchtlich ist, und von welcher auch die drüsenreichen Häute der Warmblüter und des Menschen weniger leicht feststellbare Spuren zeigen, während sie der drüsenlosen Fischhaut fehlen (du Bois-Reymond, Rosenthal). Diese Ströme werden durch Aetzung der Oberfläche schnell vernichtet, so dass eine geätzte Haut- (oder Schleimhaut-)stelle sich positiv gegen eine ungeätzte verhält (du Bois-Reymond).

Bei Reizung der secretorischen Hautnerven zeigen diese Ströme Veränderungen (Roeber). An der Froschhaut tritt ein dem Ruhestrom gleichgerichteter einsteigender Secretionsstrom auf, welchem an vielen Hautstellen ein entgegengesetzter (aussteigender) Strom vorangeht (Hermann). An der Froschzunge wechseln beide Richtungen des Secretionsstroms wiederholt ab; an der Haut der Warmblüter ist der Secretionsstrom rein einsteigend (Hermann & Luchsinger); ebenso an den feuchten Stellen um Maul und Nase vieler Warmblüter (Luch-

singer). Atropin vernichtet diese Ströme, deren Zusammenhang mit dem Secretionsprocess noch nicht aufgeklärt ist.

5. Verrichtungen und Schicksal der Secrete.

Während einige Secrete nur die Bestimmung haben den Organis-
ıus von gewissen Auswurfsstoffen zu befreien (z. B. der Harn), leisten
e meisten in oder an dem Organismus gewisse Dienste, theils
chanischer theils chemischer Natur. So wirken die meisten Ver-
ıungssecrete auflösend oder chemisch umwandelnd auf die Nahrung,
leim der verschiedenen Schleimhäute erhält dieselben schlüpfrig
erleichtert die Fortbewegung des Inhalts, der Schweiss kühlt
h seine Verdampfung den Körper ab, die fettigen Secrete scheinen
ie Erhaltung gewisser Horngebilde von Wichtigkeit, und nützen
anchen Stellen indem sie die Benetzung mit Wasser hindern
zur Zurückhaltung der Thränen auf der Conjunctiva; an den
ı der Schwimmvögel). Eine dritte Reihe von Secreten steht mit
rtpflanzung in Beziehung und dient zur Hervorbringung und zur
Ernährung der Embryonen und Jungen.

Substanz der direct nach aussen entleerten Secrete ist de-
usgeschieden; dagegen können die auf Schleimhäute sich er-
n Secrete zum Theil noch einmal durch Aufsaugung in die
ückkehren; der Rest wird durch Muskel- oder Flimmer-
r den natürlichen Oeffnungen zugeführt und entleert.

II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen.

A. Die Verdauungssäfte.

1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim.

Mundhöhle befindet sich stets Mundspeichel, eine schwach
fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, von niedrigem
Gewicht (1,002—1,009). Die Trübung rührt von mor-
on Bestandtheilen her: 1. Mundepithelien, platte
zuweilen noch in natürlichem Zusammenhang; 2. Spei-
chleimkörperchen, runde kleine Zellen mit körnigem
örner zeigen Molecularbewegung.

ischen Bestandtheile des Mundspeichels sind 1. Wasser;
nders Chlorkalium, Chlornatrium und phosphorsaures
ren von Eiweiss; 4. Mucin; 5. Ptyalin, ein diasta-
(p. 32); 6. Rhodanverbindungen, häufig fehlend;
ders Kohlensäure. — Vermöge des Ptyalins verwandelt

der Speichel Stärke, besonders in gequollenem Zustande (Kleister), in Zucker (Näheres bei der Magenverdauung).

Das Ptyalin kann durch mechanisches Niederreissen mittels eines Niederschlages von Kalkphosphat isolirt werden (Cohnheim). Das Rhodankalium (CNSK), an der blutrothen Färbung mit Eisenchlorid erkennbar, fehlt im menschlichen Speichel häufig, und im Thierspeichel meistens, so dass Manche seine Gegenwart pathologischen Mundaffectionen (Catarrhe, Zahncaries) zuschreiben.

Der Mundspeichel ist ein Gemisch der Secrete der Parotiden, Submaxillar- und Sublingualdrüsen, und des Mundschleims, welcher von zahllosen Schleimdrüsen der Mundhöhle gebildet wird, und dem Rachen- und Nasenschleim anscheinend gleich ist.

Die Drüsenspeichel (aus Fisteln, p. 94, gewinnbar, Parotidenspeichel auch aus der natürlichen Oeffnung des Ductus Stenonianus) sind dem Mundspeichel mit Ausnahme des fehlenden Mundepithels in jeder Hinsicht ähnlich, nur im Mucingehalt verschieden. Der Parotidenspeichel ist am wenigsten schleimhaltig. Bei den Drüsenspeicheln fehlt zuweilen das zuckerbildende Ferment, noch häufiger das Rhodankalium.

Der Mundschleim und die übrigen Schleimarten sind schwer zu gewinnen (ersterer bei Thieren nach Unterbindung aller Speichelgänge); ihr Hauptbestandtheil ist Mucin.

Für die quantitative Zusammensetzung mögen folgende Analysen (von Bidder & Schmidt, No. 2. nach Hoppe-Seyler) angeführt werden (in 1000 Theilen):

	1. Mund-speichel. Mensch.	2. Parotiden-speichel. Mensch.	3. Submaxillar-speichel. Hund.	4.	5. Mund-schleim. Hund.
Wasser	995,16	993,16	991,45	996,04	990,02
Feste Bestandtheile	4,84	6,84	8,55	3,96	9,98
organisirte	1,62	—	—	—	—
organische	1,34	3,44	2,89	1,51	3,85
unorganische	1,82	3,40	5,66	2,45	6,13

Absonderung des Speichels und Schleims.

Aus Speichelfisteln fliesst in der Regel kein Secret aus, wenn nicht die Mundschleimhaut durch Geschmacks- oder mechanische Reizung erregt wird; ausser dieser reflectorischen Secretion soll noch eine associirte bei Kaubewegungen vorkommen. Ferner wird die Speichelsecretion beim Uebelsein (Nausea) als Reflex vom Magen betrachtet. Der Schleim scheint beständig abgesondert zu werden, ebenso der Parotidenspeichel des Schafs (Eckhard).

Die secretorischen Nerven verlaufen vom Gehirn: für die Submaxillar- und Sublingualdrüse durch den Facialisstamm, die Chorda tympani, den R. lingualis trigemini und einen von diesem zu beiden Drüsen abtretenden Zweige, welcher wesentlich aus Chordafasern besteht (Schiff, Bernard); für die Parotis durch den Glossopharyngeus, den Nervus Jacobsonii, den Petrosus superficialis minor, das Ganglion oticum und dem Auriculotemporalis (Bernard, Nawrocki, Eckhard). Ausserdem erhalten alle Speicheldrüsen mit ihren Gefässen sympathische Fasern, welche vom Halssympathicus, also vom Rückenmark kommen.

Reizung der cerebralen Absonderungsnerven liefert, wenigstens an den unteren Speicheldrüsen, einen reichlichen und dünnflüssigen, Reizung der sympathischen einen spärlichen und zähen Speichel (Eckhard). Erstere erweitern und letztere verengen die Drüsengefässe (Bernard). Die reflectorische Secretion erfolgt nur durch die cerebralen Nerven. Die Absonderung ist mit einer Temperaturerhöhung verbunden; das Secret ist bis 1,5° wärmer als das Carotidenblut (Ludwig). Verschliesst man die Canüle durch ein Manometer, so steigt dessen Druck weit über den arteriellen Blutdruck, selbst den der Carotis (Ludwig).

Die letzteren Thatsachen sind schon oben (p. 95) verwendet worden, um zu zeigen, dass die Secretion nicht auf Filtration, sondern auf complicirten Zellfunctionen beruht. Die Gefässveränderungen sind nur Begleiterscheinungen; so lässt Atropin, welches die Secretion aufhebt (Keuchel), die Gefässveränderungen bestehen (Heidenhain). Ferner bleibt die Secretion auf Nervenreizung auch noch nach Aufhebung des Blutstroms bestehen (Ludwig, Giannuzzi).

Bei der Secretion finden morphologische Veränderungen in den Drüsenzellen statt. Bezüglich derselben sind zwei Arten von Drüsen zu unterscheiden (Heidenhain): 1. Eiweissdrüsen; sie liefern ein schleimfreies Secret; hierher gehört die Parotis, bei manchen Thieren (Kaninchen) auch die Submaxillardrüse, ferner ein Theil der sog. Schleimdrüsen der Mundhöhle; 2. Schleim bereitende Drüsen, welche ein mucinhaltiges Secret liefern; hierher gehören die übrigen Speichel- und Schleimdrüsen. Die ersteren enthalten in ihren Acinis nur Protoplasmazellen, die letzteren neben denselben hellere Schleimzellen mit Fortsätzen. Die Protoplasmazellen sind in den Schleim bereitenden Drüsen häufig in einer besonderen halbmondförmigen (Giannuzzi) oder circulären Randschicht des Acinus angeordnet. Manche Drüsen enthalten Acini beider Drüsenformationen. — Bei der Secretion der Schleimdrüsen gehen die Schleimzellen zu

Grunde, ihr Inhalt geht in das Secret über, während durch Wucherung der Protoplasmazellen und schleimige Metamorphose ihres Inhalts ein Ersatz stattfindet. Stark thätig gewesene Drüsen enthalten nur Protoplasmazellen, von denen die Acini ganz erfüllt sind. Die Speichelkörperchen sind wahrscheinlich abgelöste junge Protoplasmazellen. Aber auch in den Eiweissdrüsen finden Veränderungen der Zellen statt, welche auf Bildung eiweissartiger löslicher Stoffe aus dem Protoplasma und Wegführung derselben in das eiweisshaltige Secret hindeuten (Heidenhain).

Während der Absonderung und bei Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit durch die Reizstärke ändert sich der Wasser- und Salzgehalt in ganz andrer Weise als der Gehalt an organischen Bestandtheilen, welcher letztere an der frischen Drüse rascher wächst als der Wassergehalt, während an der ermüdeten das Umgekehrte der Fall ist. Man schliesst hieraus, dass die absondernden Nerven zwei Gattungen von Fasern enthalten: „secretorische", welche die Abscheidung des Wassers und der Salze aus dem Blute (in einer noch nicht aufgeklärten Weise) bewirken, und „trophische", welche die angeführten Processe in den Zellen hervorrufen (Heidenhain).

Nach Durchschneidung der Absonderungsnerven beginnt die Drüse nach einiger Zeit beständig zu secerniren (paralytische Secretion, Bernard), und verfällt dann einer Degeneration. Vermuthlich ist jene Secretion Wirkung einer degenerativen Erregung, wie sie auch an gelähmten Muskeln vorkommt (s. die Muskelphysiologie).

Das Centralorgan für die Speicheldrüsen liegt im verlängerten Mark, sowohl für die cerebralen als für die sympathischen Fasern (Bernard, Eckhard & Loeb, Grützner & Chlapowski). Reflectorisch wird dasselbe erregt (s. oben) von den sensiblen und Geschmacksnerven des Mundes und Rachens, sowie vom Vagus. Ferner macht Reizung gewisser Grosshirnbezirke (s. Centralorgane) Speichelsecretion. Die Bedeutung des Ganglion submaxillare ist noch nicht festgestellt.

Die in 24 Stunden secernirte Speichelmenge wird sehr verschieden geschätzt ($^1/_2$—2 Kgrm.). Die flüssigen Bestandtheile des Speichels werden vermuthlich mit Ausnahme des Mucins grossentheils im Verdauungscanale wieder resorbirt.

2. Der Magensaft.

Das Secret der Magenschleimhaut gewinnt man aus Magenfisteln (p. 94) nur auf Reizung, am besten mechanische, der Schleimhaut; der nüchterne Magen enthält keinen vorräthigen Saft. Der Magensaft ist eine farblose, klare, saure Flüssigkeit von 1,001—1,010 spec. Gewicht, ohne morphologische Bestandtheile. Die hauptsächlichsten

chemischen Bestandtheile des Magensaftes sind mehrere Fermente (vgl. Verdauung), von denen zwei bisher isolirt sind:

1) Das *Pepsin* (Schwann), ein Eiweiss und Leim verdauendes Ferment;

2) das *Labferment* (Hammarsten), ein Milch coagulirender Körper.

3) Die *freie Säure* des Magensaftes ist Salzsäure (Prout; Bidder & Schmidt). Von sonstigen Bestandtheilen ist noch Wasser, Salze und unbedeutende organische Beimengungen, namentlich Pepton anzuführen.

Ueber die quantitative Zusammensetzung (p. mille) giebt folgende Tabelle eine Uebersicht (Bidder & Schmidt):

Magensaft des	Menschen.	Hundes.		Schafes.
Wasser	994,4	973,1	971,2	986,1
Salzsäure	0,2	3,3	2,4	1,2
Organ. Bestandtheile (Pepsin etc.)	3,2	17,1	17,3	4,1
Salze	2,2	6,5	9,1	8,6

Bei Thieren ist der Magensaft etwas fadenziehend, was auf einen Schleimgehalt schliessen lässt, obwohl Essigsäure keine Fällung giebt. Der nüchterne Magen, welcher, wie schon bemerkt, keinen Magensaft enthält, zeigt beim Hunde eine mit Schleim bedeckte Schleimhaut.

Alles Weitere über die verdauenden Wirkungen des Magensaftes und die Einflüsse auf dieselben s. bei der Lehre von der Magenverdauung.

Absonderung des Magensaftes.

Der eben erwähnte Magenschleim scheint beständig abgesondert zu werden, und zwar von dem cylindrischen Epithel der Magenschleimhaut, welches sich allmählich durch jungen Nachwuchs regenerirt; der Absonderungsprocess ist noch nicht hinreichend bekannt.

Der Magensaft wird von zwei Drüsenarten geliefert: 1. Pylorusdrüsen, die blasse Pylorusregion einnehmend, cylindrische, am Grunde zum Theil etwas verzweigte, mit cylindrischen Zellen ausgekleidete Schläuche; 2. Fundusdrüsen, im grösseren, röthlichen Theil der Schleimhaut, cylindrisch, am Grunde verzweigt, und mit zwei Zellenarten versehen: a. die Hauptzellen (Heidenhain) oder adelomorphen Zellen (Rollett), in allen Theilen der Drüse, und im Drüsenhalse ausschliesslich, vorhanden; cylindrisch, den Zellen der Pylorusdrüsen ähnlich; b. die Belegzellen (Heidenhain) oder delomorphen

Zellen (Rollett), früher Labzellen genannt, rundlich, im Drüsenkörper zwischen die Hauptzellen eingeschoben.

Die Absonderung des sauren Magensaftes ruht bei leerem Magen (bei langem Hungern tritt sie spärlich ein, Heidenhain); sie erfolgt durch den mechanischen Reiz eingeführter Speisen oder Speichels, wird aber anscheinend erst mit dem Beginn der Resorption reichlich, unter Röthung (Gefässerweiterung) der Schleimhaut. Ein Einfluss äusserer Nerven (Vagi, Sympathicus) ist nicht nachweisbar, die Absonderung rührt also von eigenen Centren der Magenwand oder von directer Reizung der Drüsen her.

Von den Bestandtheilen des Magensaftes enthält die Schleimhaut die Fermente vorräthig, so dass sich durch Extraction derselben mit Wasser oder Glycerin (v. Wittich) ein wirksamer künstlicher Magensaft bereiten lässt, wenn man Säure hinzufügt; angesäuertes Wasser erleichtert die Extraction. In Milch bewirkt die Magenschleimhaut ohne Weiteres Coagulation. Die freie Säure entsteht erst durch den Absonderungsreiz.

Die Zellen der Magendrüsen ändern bei der Absonderung ihr Aussehen. Die Hauptzellen (und Pyloruszellen) sind im Hungerzustand am grössten, verkleinern und trüben sich während der Absonderung mehr und mehr; umgekehrt sind die Belegzellen im Hungerzustand klein, und schwellen während der Absonderung an (Heidenhain u. A.). Durch Isolirung der Pylorusportion lässt sich nachweisen, dass dieselbe einen nicht sauren, aber pepsinhaltigen Magensaft absondert. Da nun ausserdem Schichtschnitte der Fundusschleimhaut um so leichter mit Salzsäure einen wirksamen Magensaft liefern, je mehr Hauptzellen sie enthalten, und die Hauptzellen mit Salzsäure in der Wärme schnell zerfallen, ist es höchst wahrscheinlich, dass die Hauptzellen das Pepsin liefern; so dass für die Belegzellen die Bildung der Säure anzunehmen ist (Heidenhain, Ebstein & Grützner, Klemensiewicz). Früher wurde den Belegzellen oder Labzellen die ganze Magensaftbildung, und den Pylorusdrüsen nur Schleimabsonderung zugeschrieben, eine Ansicht, welche noch Vertreter hat (v. Wittich u. A.).

Die Quelle der Bestandtheile des Magensafts ist nicht bekannt; Zellprocesse spielen hier eine noch nicht aufgeklärte Rolle. Für die Salzsäure müssen die Chloride des Blutes als Quelle angesehen werden, nach deren Entziehung in der Nahrung die Säurebildung aufhört (Voit). Die Abscheidung der freien Säure aus alkalischem Material ist ein besonders räthselhafter Vorgang. Da zerriebene Magenschleimhaut freie Milchsäure entwickelt (Brücke), letztere aber Chloride

zersetzen kann (Mulder, Maly), so ist ein möglicher Weg angedeutet. Wenn ferner im Blute (vermöge der freien Kohlensäure) saures Natriumphosphat vorhanden ist, so könnte aus ihm und den Chloriden etwas freie Salzsäure entstehen und diese sehr leicht diffundirende Substanz die Quelle der Magensäure sein (Maly). — Der Umstand, dass Salzsäure leichter Pepsin extrahirt als Wasser (s. oben), deutet darauf hin, dass das Pepsin nicht als solches in den Drüsen vorräthig ist, sondern eine pepsinogene Substanz (Ebstein & Grützner). — Die Behauptung, dass die Fähigkeit zur Magensaftbildung an die Zufuhr gewisser die Drüsen „ladender" Substanzen, z. B. Dextrin, gebunden sei (Schiff), wird vielfach bestritten.

Der abgesonderte Magensaft wird im Darme vermuthlich grossentheils wieder resorbirt. Man findet daher geringe Mengen von Pepsin in verschiedenen Körperflüssigkeiten, z. B. im Parenchymsaft der Muskeln, im Urin (Brücke). Die Säure des Magensaftes wird durch die alkalischen Darmsecrete neutralisirt. Wird dies verhindert (z. B. durch Ausfluss des Magensafts aus Fisteln), so wird der Harn alkalisch (Maly). Ueber die secernirten Mengen existiren weder brauchbare Bestimmungen noch Schätzungen.

3. Die Galle.

Die Galle ist eine stark gefärbte, intensiv bittere, fadenziehende, zuweilen dickflüssige, neutrale Flüssigkeit von schwachem eigenthümlichen Geruch; spec. Gewicht 1,01—1,04. Sie ist, wenn sie aus der Gallenblase entnommen wird, durch beigemischten Schleim aus deren Drüsen meist zähflüssiger und häufig alkalisch. Die Farbe ist grünlich gelb, grünlich braun, auch rein grün oder braun.

Mit Ausnahme des Mucins sind die Bestandtheile der eingedampften Galle in Alkohol löslich, die Lösung giebt, nach Entfärbung mit Thierkohle, mit Aether einen harzigen, sehr langsam krystallinisch werdenden Niederschlag, die krystallisirte Galle (Platner), welcher aus zwei in Wasser leicht löslichen, bitteren Salzen besteht und die Hauptmasse der festen Bestandtheile ausmacht.

1. Das *glycocholsaure* und *taurocholsaure Natron* (Strecker), die eben erwähnten Gallensalze (vgl. p. 22, 23), sind in verschiedenen Verhältnissen gemischt. Meist überwiegt das S-haltige taurocholsaure Salz; am stärksten ist der S-Gehalt bei Hund, Bär, Gans, Fischen, Schlangen, gering bei Rind, noch geringer bei Mensch und Schwein. Bei Gans, Schwein etc. sind besondere Cholalsäuren vorhanden (vgl. p. 15). Die Lösungen der gallensauren Salze verhalten sich gegen Fette ähnlich den Seifenlösungen.

2. Die *Gallenfarbstoffe* (p. 25 f. besprochen) sind in der Galle nur

in geringen Mengen enthalten, viel reichlicher in gewissen Gallensteinen, in welchen sie mit alkalischen Erden verbunden und erst nach Einwirkung von Salzsäure extrahirbar sind. Die braunen Gallen werden durch oxydirende Einwirkungen grün, anscheinend durch Oxydation von Bilirubin zu Biliverdin.

3. Das *Cholesterin* (p. 15), ebenfalls in gewissen Gallensteinen reichlicher enthalten, ist in der Galle anscheinend durch die gallensauren Salze gelöst.

Von sonstigen Bestandtheilen enthält die Galle Wasser, Salze, Gase (besonders Kohlensäure), geringe Mengen von Lecithin (durch seine Zersetzungsproducte, Glycerinphosphorsäure und Cholin, nachweisbar), Harnstoff, Zucker, Fetten und Seifen, auch ein zuckerbildendes Ferment (J. Jacobson, Wittich); manche zufällig genossene Substanzen erscheinen in der Galle wieder.

Beispiele der quantitativen Zusammensetzung sind folgende:

1000 Theile	Mensch 1.	Mensch 2.	Mensch 3.	Hund
Wasser	860,0	822,7	908,8	?
Glycochols. Natron	102,2	107,9	21,0	—
Taurochols. „			7,5	119,6
Mucin	26,6	22,1	24,8	4,5
Farbstoffe			?	?
Cholesterin	1,6	47,3	2,5	4,5
Fette und Seifen	3,2		13,4	60,0
Lecithin				26,9
Salze	6,5	10,8	?	2,0
Autor	Frerichs	v. Gorup-Bes.	Trifanowski	Hoppe-Seyler

Ueber die Wirkungen der Galle s. unter Verdauung.

Absonderung der Galle.

Die Galle fliesst aus dem Ductus hepaticus, dem Ausführungsgang der Leber. Die Zweige desselben, die Gallencanäle, verlaufen mit den ebenfalls in den Hilus eintretenden blutzuführenden Gefässen (Leberarterie und Pfortader) interlobulär, und endigen in einem mit Epithel ausgekleideten, die Acini umspinnenden Netzwerk. Durch Injection der Gallencanäle füllt sich aber noch ein feineres Netz von im Acinus selbst liegenden Canälen (Gallencapillaren), deren Einmündung in die interlobulären Gallengänge noch dunkel ist. Die Wand dieser Capillaren wird von den blassen polygonalen Leberzellen gebildet, welche den ganzen Acinus, soweit die Capillaren Raum lassen, erfüllen. Die Capillaren bilden ein dichtes, radial-

maschiges Netzwerk, welches das Blut aus den interlobulären Gefässen, also von der Peripherie des Acinus, nach dem im Centrum desselben als Vena intralobularis entspringenden Lebervenenzweige führt.

Die Bildung der Galle geschieht beständig. Ihre wesentlichen Bestandtheile entstehen erst in der Leber; das normale Blut, auch das der Leber zuströmende, enthält weder für gewöhnlich, noch nach Unterbindung oder Exstirpation der Leber Gallenbestandtheile. Nur bei behindertem Abfluss der Galle aus der Leber (Verschluss der Ausführungsgänge) wird das Blut gallehaltig, die Gewebe färben sich gelb (Gelbsucht, Icterus), und der grünlichbraune Harn, durch welchen die aus der Leber resorbirte Galle zur Ausscheidung kommt, enthält Gallenfarbstoffe und Gallensäuren.

Schon bei mässigem Druck in den verschlossenen Gallenwegen tritt die Resorption ein (beim Meerschweinchen etwa 200 mm. Galle, Friedländer & Barisch). Auch andre unter solchem Druck in die Gallenwege gebrachte gefärbte Substanzen, z. B. indigschwefelsaures Natron, werden resorbirt und färben Gewebe und Harn. Die Acini färben sich dabei nicht, und die gleich darauf secernirte Galle ist ebenfalls ungefärbt; die Resorption in der Leber geschieht also nicht in den Acinis, sondern in den gröberen Gallenwegen, und zwar durch Vermittlung der Lymphgefässe (Heidenhain).

Von welcher der beiden in die Leber gelangenden Blutarten das Material zur Gallenbereitung vorzugsweise geliefert wird, ist ungewiss; nach den Einen (Oré, Frerichs u. A.) hebt die Unterbindung oder Obliteration (Kottmeyer) der Leberarterie die Gallensecretion auf, nicht aber die der Pfortader, andere Untersuchungen (Schiff) gaben ein entgegengesetztes Resultat. Nach neuerer Angabe (Cohnheim & Litten) versorgt die Leberarterie als ernährendes Gefäss nur Gallengänge und Bindegewebe mit Capillaren, die dann in die Vv. interlobulares einmünden; nur die Pfortader versorgt direct die Acini, ist also wohl das functionelle Gefäss. Aber es steht nicht einmal fest, ob überhaupt die Acini und Leberzellen als Sitz der Gallenbildung anzusehen sind, da die Leber noch beträchtliche andere Functionen hat (s. d. folgende Cap.), und in den Leberzellen sich keine Gallenstoffe nachweisen lassen. Zwar verändert sich das Aussehen der Zellen wesentlich in der Verdauung (Heidenhain & Kayser), was aber nichts für Zusammenhang mit der Gallenbildung beweist. Manche verlegen letztere in die Zellen der Gallencanäle.

Die Gallenbildung ist wie die meisten Secretionen eine Zellfunction, anscheinend mit Oxydation verknüpft, denn das Lebervenenblut ist beträchtlich wärmer als das zufliessende (Bernard), auch ist die

Galle sehr reich an Kohlensäure (Pflüger). Die Wasserabscheidung ist keine Filtration, da der Druck in den Gallenwegen (s. oben) bei fortbestehender Secretion höher steigen kann als der Pfortaderdruck. Vollends muss der Druck in den Lebercapillaren ungewöhnlich niedrig sein, da das Pfortaderblut schon ein Capillargebiet passirt hat. Der chemische Ursprung der specifischen Gallenbestandtheile lässt sich nur für den Farbstoff angeben, welcher sicher vom Blutfarbstoff stammt. Der Ursprung der Cholalsäure ist vollkommen unbekannt. Die Angaben über Unterschiede des Pfortader- und Lebervenenblutes haben sich nicht bestätigt, und könnten, wegen der anderen Functionen der Leber, gar nicht einmal zur Ermittlung der chemischen Quellen der Galle verwerthet werden.

Die Bildung des Gallenfarbstoffs aus Blutfarbstoff wird bewiesen 1. durch die Identität (Virchow, Valentin, Jaffé), oder wenigstens grosse Aehnlichkeit (Städeler & Holm) des Bilirubins mit Hämatoidin, einem rothgelben krystallinischen Farbstoff, der sich in hämorrhagischen Heerden findet, 2. durch das Auftreten von Gallenfarbstoff im Harn, sobald freier Blutfarbstoff im Blute ist, z. B. nach Injection von Wasser (M. Herrmann), gallensauren Salzen (Kühne, vgl. p. 37), oder Hämoglobinlösungen (Tarchanoff) in die Gefässe. Bei diesen Versuchen gehen die Thiere leicht durch Blutgerinnung zu Grunde; der Harn wird anfangs hämoglobinhaltig, der grössere Theil des gebildeten Bilirubins geht in die Galle über (Schiff, Tarchanoff).

Die Menge der gebildeten Galle kann nur durch Fisteln gemessen werden, und auch hier nicht genau, weil der Abfluss der Galle nach Aussen statt in den Darm die Absonderung vermindert (vielleicht weil ein Theil der Galle im Darm resorbirt und in der Leber wieder ausgeschieden wird, Schiff). Die Absonderung ist von der Nahrung in hohem Grade abhängig, wird gesteigert durch Wassertrinken (wobei die Galle wasserreicher ist), ferner durch Fleischkost, weniger durch Vegetabilien, gar nicht durch Fettgenuss; sehr verringert wird sie beim Hungern. Das Maximum der Secretion fällt mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme, um so später, je reichlicher die Mahlzeit war (Béchamp). Nervöse Einflüsse auf die Gallenbildung sind noch wenig bekannt; Reizung des Rückenmarks oder des Splanchnicus vermindert die Secretion (Heidenhain, J. Munk), was auf vasomotorischem Wege erklärbar ist, zumal auch andere Veränderungen des Blutdrucks in der Leber entsprechende Aenderungen der Gallenmenge nach sich ziehen (Heidenhain). Eigentliche secretorische Nerven sind also nicht nachgewiesen.

Die absoluten Gallenmengen ergeben sich aus folgender Zusammenstellung (nach Heidenhain):

1 Kilo Thier liefert in 24 Stunden in grm.

	Katze	Hund	Schaf	Kaninchen	Meerschweinchen	Mensch
Flüssige Galle	14,5	20,0	25,4	136,8	175,8	8,83—20,11
Trockner Rückstd. .	0,8	1,0	1,3	2,5	2,2	0,25— 0,8

Die 24stündige Menge für den Menschen wurde in einzelnen Fällen direct zu 450—600 grm. gefunden. Die Pflanzenfresser bilden relativ mehr Galle als die Fleischfresser, kleine Thiere mehr als grosse.

Die Entfernung der gebildeten Galle aus der Leber geschieht vermuthlich durch das mechanische Nachrücken des Secrets, unterstützt durch die Compression der Leber bei der Inspiration, die aus Fisteln ausfliessenden Gallenmengen vermindern sich daher bei der verlangsamten Respiration nach Vagusdurchschneidung; die Entleerung der Gallenblase aber und der grossen Gallengänge geschieht wahrscheinlich durch eine gleichzeitig mit den Darmbewegungen eintretende Contraction ihrer glatten Muskelfasern (Heidenhain).

Durch Rückenmarksreizung kann man letztere künstlich herbeiführen; dieselbe wirkt daher anfangs gallenaustreibend; bald aber tritt durch vasomotorische Abnahme der Secretion (s. oben) Verminderung des Ausflusses ein; beide Nervengattungen verlaufen im Splanchnicus (J. Munk).

Ueber das Schicksal der Galle im Darm s. unter Verdauung.

4. Der Bauchspeichel oder Pancreassaft.

Aus frisch angelegten Fisteln des Wirsung'schen Ganges erhält man eine klare, zähe, alkalische, fäulnissfähige Flüssigkeit, vom spec. Gew. 1,03, welche beim Kochen vollkommen fest wird. Wird die Fistel unterhalten, so wird das Secret dünnflüssiger (spec. Gew. 1,01) und eiweissärmer, anscheinend wegen Veränderung der Drüse.

Die Bestandtheile des Bauchspeichels sind 1. Eiweiss, 2. eine Anzahl Fermente (s. unten), 3. Salze, besonders Natronsalze, 4. Wasser. Spurweise kommen auch Producte der Selbstverdauung des Saftes, besonders Leucin vor.

Die Fermente des Bauchspeichels und deren Wirkungen können, da die ersteren aus der Drüse selbst sich extrahiren lassen (s. unten), auch durch Digestion der Objecte mit der zerkleinerten Drüsensubstanz und Wasser, am besten unter Zusatz von Alkali (Soda), bei Körpertemperatur untersucht werden. Das Nähere ist bei der Verdauung angegeben.

1000 Theile Bauchspeichel vom Hunde enthalten (Bidder & Schmidt):

	aus frischer Fistel:	aus bestehender Fistel:
Wasser	900,8	976,8—984,6
Feste Bestandtheile	99,2	23,2— 15,4
organische . . .	90,4	16,4— 9,2
unorganische . .	8,8	6,8— 6,1

Absonderung des Bauchspeichels.

Das Pancreas sondert bei Pflanzenfressern beständig, bei Fleischfressern nur während der Verdauung ab (Heidenhain). Die Fermente sind stets in der Drüse vorräthig, das Trypsin (s. Verdauung) jedoch nur in einer Vorstufe, einem sog Zymogen, welches durch Spaltung Trypsin liefert (Heidenhain); diese Spaltung wird bewirkt durch Liegen der Drüse an der Luft, Einwirkung von Sauerstoff, sehr verdünnten Alkalien, Säuren, Platinmoor, Alkohol etc. Während der Secretion verändern sich die Zellen der Drüsenschläuche unter Anschwellung der letzteren bedeutend (Heidenhain, Kühne & Lea). Die körnige Innenzone (mit Carmin sich nicht färbend) wird verbraucht, die streifige Aussenzone (färbbar) wandelt sich innen in körnige Substanz um, während sie aussen neue Substanz ansetzt. Die Secretion ist mit Gefässerweiterung verbunden (Bernard).

Die auf die Secretion einwirkenden Nerven sind nicht bekannt; sie scheinen von der Magenschleimhaut aus reflectorisch erregt zu werden, ähnlich wie die der Speicheldrüsen von der Mundscheimhaut (Ludwig); daher gehen Magensaft- und Pancreassecretion meist Hand in Hand (Bidder & Schmidt). Reizung des verlängerten Marks steigert den Ausfluss, vielleicht nur durch Contraction des Ganges (Landau). Reizung des centralen Vagusendes bringt die Secretion zum Stillstand (N. O. Bernstein); derselbe Stillstand erfolgt beim Erbrechen (Weinmann, Bernard). — Der Gehalt an festen Bestandtheilen ist der Secretionsgeschwindigkeit umgekehrt proportional (Weinmann), der Gehalt an Salzen aber ziemlich constant und gleich dem des Blutserums (N. O. Bernstein). — Die Secretionsmenge ist für den Menschen und die meisten Thiere unbekannt.

5. Der Darmsaft.

Darmsaft oder Darmschleim heisst das Secret der Darmschleimhaut. Dieselbe besitzt zwei Drüsenarten: die acinösen Brunner'schen im Duodenum, und die einfach tubulösen Lieberkühn'schen im ganzen Darm. Nur das Secret der letzteren lässt sich in reinem Zustande gewinnen, nach folgender Methode (Thiry): Einem Thiere wird ein Stück des Darms vom Reste abgetrennt, aber mit seinem Mesenterium in Verbindung gelassen; die beiden Enden des Restes werden mit einander vereinigt, so dass das Thier mit einem etwas verkürzten Darm am Leben bleibt. Das resecirte Stück wird am

einen Ende verschlossen, das andere in die Bauchwunde eingenäht, durch welche es nun, ohne in seiner Ernährung und Absonderung gestört zu sein, sein Secret entleert.

Der so gewonnene Saft ist dünnflüssig, hellgelb, stark alkalisch, eiweisshaltig, spec. Gew. 1,01. Verdauende Wirkung äussert er nur auf Fibrin, welches er bei alkalischer Reaction schnell löst (andere coagulirte Eiweisskörper nicht, Thiry). Näheres über die chemischen Bestandtheile ist noch nicht bekannt.

Früher gewann man nur unreinen Darmsaft durch Darmfisteln bei Entziehung der Nahrung, durch Einlegen von Schwämmen, durch Abschluss der übrigen Secrete, die sich in den Darm ergiessen. Nach älteren, jetzt zum Theil wieder vertretenen Angaben wirkt der Darmsaft auch auf Stärke (Schiff, Quincke, Garland) und auf Fette (Schiff) dem Pancreassaft analog, nur etwas langsamer, auch wird ihm Fibrinverdauung bei saurer Reaction, d. h. Pepsingehalt, zugeschrieben (Masloff). Die durch Glycerin extrahirten Fermente der Darmschleimhaut besitzen keine eiweissverdauende, wohl aber zuckerbildende Fähigkeit; den Dickdarmdrüsen fehlt auch diese (Eichhorst, Costa).

Noch viel zweifelhafter und abweichender sind die Angaben über das Secret der Brunner'schen Drüsen; dieselben sind im Bau den Pylorusdrüsen sehr ähnlich und liefern ein stark schleimiges Secret. Die Extracte der Duodenalschleimhaut enthalten Pepsin (Grützner), und diastatisches Ferment (Middeldorpff, Krolow, Costa).

Der Darmsaft des Hundes enthält 97,6 pCt. Wasser, 0,8 pCt. Eiweiss, 0,7 pCt. andere organische Stoffe, 0,09 pCt. Asche (Thiry).

Absonderung des Darmsaftes.

Aus Thiry'schen Fisteln gewinnt man nur auf mechanische, electrische oder chemische Reizung der Schleimhaut Secret (13 bis 18 grm. auf 100 Qu.-cm. pro Stunde). Die Secretion scheint also sich wie die des Magens zu verhalten; ein äusserer Nerveneinfluss ist nicht bekannt. Abgebundene, noch ernährte Darmschlingen füllen sich mit einem anscheinend abnormen Secret, wenn ihre Nerven unterbunden sind (Moreau). Die Zellen der Darmdrüsen sind im Dünn- und Dickdarm wesentlich verschieden. Die ersteren sind einfache Protoplasmazellen, mit ähnlichem Saum wie das Darmepithel, die letzteren enthalten neben Protoplasmazellen zahlreiche Becherzellen, welche nach reichlicher Secretion verschwinden, und deshalb als ein Zustand der Mucinmetamorphose der gewöhnlichen Zellen betrachtet werden (Heidenhain, vgl. p. 100). Wahrscheinlich ist das Darmepithel, welches die gleichen Zellen besitzt, von ähnlicher secretorischer Function wie die Drüsen, welche einfache Einstülpungen desselben darstellen.

B. Der Harn.

Der menschliche Harn ist eine klare, in verschiedenen Nüancen gelbe, schwach saure Flüssigkeit von salzigbitterm Geschmack und aromatischem Geruch (spec. Gew. 1,005—1,030). Ein wenig Schleim aus den Schleimdrüsen der Ausführungsgänge, besonders der Blase, ist ihm beigemischt.

Die hauptsächlichsten Harnbestandtheile sind: 1. Wasser; 2. unorganische Salze, besonders Chlornatrium, saures Natriumphosphat, Natriumsulphat, Carbonate, unter den Basen auch Kalk und Magnesia; 3. Gase: hauptsächlich Kohlensäure, daneben viel Stickstoff; 4. Harnstoff; 5. Harnsäure, in Form neutraler Alkalisalze; 6. Hippursäure, kann fehlen (s. unten).

In kleineren Mengen finden sich: 7. Kreatinin; 8. Xanthin; 9. Sarkin (Hypoxanthin); 10. Ammoniak, frei und in Salzen, darunter oxalursaures Ammoniak (p. 21, Neubauer); 11. Harnfarbstoffe: Urobilin, Urohämatin, zuweilen Indigblau; 12. Indican (s. unten); 13. Oxalsäure, in Salzen.

Unter den drei organischen Hauptbestandtheilen wiegt bei den fleischfressenden Säugethieren wie beim Menschen der Harnstoff bedeutend vor, sehr wenig Harnsäure, keine, oder nach Anderen nur Spuren von Hippursäure; bei den Pflanzenfressern wenig Harnstoff, viel Hippursäure, keine Harnsäure; wandelt man gewaltsam die Nahrung um, so ändert sich dem entsprechend auch der Harn. Auch der menschliche Harn ändert mit der Nahrung seine Verhältnisse (s. unten); namentlich mehrt sich beim Genuss von Pflanzenkost die Hippursäure, schwindet dagegen bei blosser Fleischkost. Der breiige, gleich nach der Entleerung fest werdende Harn der Vögel, beschuppten Amphibien, Insecten u. s. w. besteht dagegen überwiegend aus Harnsäure oder harnsauren Salzen, der Vogelharn enthält daneben auch Harnstoff, Kreatin, Eiweiss etc. (Meissner).

Als inconstante, spurweise vorkommende, oder zweifelhafte Bestandtheile sind noch anzuführen: Alloxan, Allantoin, Taurin, Cystin, Leucin, Tyrosin, ein höheres Homologes des Harnstoffs ($H_2N.CO.CH_2.CH_2.NH_2$, Baumstark), Rhodankalium (Külz, Gscheidlen, vom Speichel herstammend), Traubenzucker (Brücke, von Vielen bestritten), Bernsteinsäure (Meissner), unterschweflige Säure (bei Fleischfressern, Schmiedeberg).

Eine grosse Anzahl anderer Harnbestandtheile muss als zufällige bezeichnet werden, weil sie nur nach dem Genusse bestimmter Stoffe auftreten. Viele Substanzen gehen unverändert in den Harn über,

z. B. viele Metallsalze, Alkaloide, Gallussäure, Gerbsäure (diese nur gespalten als Gallussäure, $C_{14}H_{10}O_9 + H_2O = 2\,C_7H_6O_5$), Farbstoffe. Andre erscheinen in ihren Oxydationsproducten, so besonders die Alkalisalze vieler organischer Säuren (Milchsäure, Bernsteinsäure, Weinsäure, Citronensäure, Aepfelsäure) als Alkalicarbonate, welche den Harn alkalisch machen (Wöhler), Harnsäure theilweise als Allantoin (Salkowski). Substanzen, welche vollständig verbrennen, liefern keinen besonderen Harnbestandtheil. Eine dritte Gruppe von Substanzen erscheint im Harn mit Stoffwechselproducten des Körpers, meist unter Wasseraustritt, verbunden, namentlich mit Glycin, Carbaminsäure und Schwefelsäure. Die wichtigste Thatsache dieser Art ist, dass Benzoësäure im Harn mit Glycin gepaart als Hippursäure (p. 22) wiedererscheint (Wöhler).

Paarungen mit Glycin. Wie die Benzoësäure geben Hippursäure: Benzaldehyd (Bittermandelöl), ferner Zimmtsäure (Phenylacrylsäure, $C_9H_8O_2$) und Chinasäure ($C_7H_{12}O_6$). Substituirte Benzoësäuren, z. B. Chlorbenzoësäure, Nitrobenzoësäure, Salicylsäure (eine Oxybenzoësäure), Anissäure (eine Methyloxybenzoësäure), bilden die entsprechend substituirten Hippursäuren (Chlorhippursäure, Salicylursäure, Anisursäure). Bei Vögeln paart sich die Benzoësäure, statt mit Glycin, mit einer noch wenig bekannten Substanz, Ornithin $C_5H_{12}N_2O_2$, und liefert Ornithursäure $C_{19}H_{20}N_2O_4$ (= $C_5H_{12}N_2O_2 + 2\,C_7H_6O_2 - 2\,H_2O$) (Jaffé). — Die Hippursäure im Harn der Pflanzenfresser bildet sich höchst wahrscheinlich durch Genuss eines der Benzoësäure nahestehenden pflanzlichen Stoffes. Als solcher ist vielleicht die Cuticularsubstanz der Pflanzen zu betrachten, welche der Chinasäure in ihrer Zusammensetzung am nächsten zu stehen scheint (Meissner & Shepard); diejenigen Pflanzentheile, welche keine Cuticularsubstanz besitzen, z. B. die unterirdischen Pflanzentheile, enthülste Getreidekörner, geben keine Hippursäure. Gegen jene Annahme wird jedoch angeführt, dass mit verdünnter Schwefelsäure erschöpftes Heu keine Hippursäure liefert (Weiske).

Paarungen mit Carbaminsäure (p. 20) und Sulphaminsäure ($NH_2.SO_2.OH$) liefern Sarcosin (Schultzen, von Andern bestritten) und Taurin (Salkowski); hierbei entstehen Sarcosincarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure ($C_4H_8N_2O_3$), Sarcosinsulphaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$), Taurocarbaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$).

$$H_2N-CO-N\begin{cases}CH_3\\CH_2-CO-OH\end{cases}$$
Sarcosincarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure.

$$H_2N-SO_2-N\begin{cases}CH_3\\CH_2-CO-OH\end{cases}$$
Sarcosinsulphaminsäure.

$$H_2N-CO-NH-CH_2-CH_2-SO_2-OH$$
Taurocarbaminsäure.

Da die Carbaminsäure nicht mit Sicherheit im Organismus beobachtet ist, so kann man als das sich paarende Stoffwechselproduct ebenso gut Cyansäure (CN.OH) betrachten, die sich von ersterer nur durch H_2O unterscheidet, und welche wenigstens künstlich mit Sarcosin und Taurin Methylhydantoinsäure resp. Taurocarbaminsäure liefert (Baumann, Salkowski). Von eingeführten Amidosäuren erscheinen Glycin und Leucin als Harnstoff im Harn (Schultzen & Nencki), nicht dagegen Tyrosin (Küssner), auch Ammoniaksalze und Amide, z. B. Asparaginsäure und Asparagin, bilden Harnstoff (v. Knieriem); auch diese Vorgänge können als

Paarungen mit Carbaminsäure oder Cyansäure aufgefasst werden; hierfür spricht, dass die Einführung jener Stoffe den eigenen Eiweissumsatz des Körpers steigert (Salkowski).

Paarungen mit Schwefelsäure geben zahlreiche aromatische Substanzen, besonders Phenol, Brenzcatechin ($C_6H_6O_2$), Indol (erscheint als Indican, vgl. p. 26, Jaffé), Kresol, Naphthalin u. s. w. (Baumann & Herter). Da Phenol und Indol im Darm entstehen, erklärt sich das fast regelmässige Vorkommen der Phenolschwefelsäure und des Indicans; Unterbindung des Darms steigert ihre Menge (Jaffé). Früher wurde Phenol selbst als Harnbestandtheil aufgeführt (Städeler), jedoch wird es erst durch starke Säuren frei (Buliginski). Ein Theil des Phenols wird übrigens vollkommen verbrannt (Tauber).

Die Farbe des Harns variirt mit seiner Concentration, sie ist am dunkelsten in dem concentrirten Morgenharn (urina sanguinis), am hellsten in dem nach reichlichem Getränk gelassenen (urina potus). Die saure Reaction rührt meist von dem Gehalt an saurem phosphorsauren Natron her (Liebig); zuweilen ist der normale Harn alkalisch, nämlich nach dem Genuss von caustischen, kohlensauren oder pflanzensauren Alkalien (s. oben). Beim Stehen des Harnes tritt um so schneller, je höher die Temperatur, eine Fäulniss, die sog. alkalische Gährung ein, bei welcher hauptsächlich der Harnstoff sich in kohlensaures Ammoniak verwandelt und letzteres alkalische Reaction und üblen Geruch verursacht; zugleich entwickeln sich zahlreiche Organismen, unter welchen wahrscheinlich auch das Fäulnissferment sich befindet.

Die Harne der Pflanzenfresser sind meist von Anfang an alkalisch, theils klar (Kuhharn), theils durch Kalksalze trüb (Pferdeharn). Bei der alkalischen Gährung trübt sich auch der menschliche Harn, theils durch die Organismen, theils durch Sedimente von harnsaurem Ammoniak, phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia etc. — Vor der alkalischen Gährung scheidet der Harn Harnsäure und saure Urate ab, jedoch nicht wie früher angenommen wurde durch eine Säurebildung (saure Gährung), sondern durch Umsetzung neutraler Urate mit sauren Phosphaten zu saurem Urat und neutralem Phosphat.

Die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Harns ergiebt sich aus folgenden Mittelzahlen (J. Vogel):

24stündige Menge 1500 grm.; spec. Gew. 1,020.

	in 24 Stunden grm.	in 1000 Theilen
Wasser	1440	960
Feste Bestandtheile	60	40
Harnstoff	35	23,3
Harnsäure	0,75	0,5
Chlornatrium	16,5	11,0

Phosphorsäure	3,5	2,3
Erdphosphate	1,2	0,8
Schwefelsäure	2,0	1,3
Ammoniak	0,65	0,4
Säuregrad als Oxalsäure ausgedrückt	3,0	2,0

Absonderung des Harns.

Der Harn wird in der Rindensubstanz der Niere, und zwar beständig, gebildet. Die Streitfrage, ob seine Bestandtheile im Blute präexistiren oder erst in der Niere aus anderen Blutbestandtheilen gebildet werden, ist, abgesehen von Wasser und Salzen, zunächst für den Harnstoff in ersterem Sinne entschieden. Das Blut enthält beständig Harnstoff und bei Vögeln auch Harnsäure, und zwar in genügender Menge, um den Harnstoffgehalt des Harns zu liefern; ausserdem ist der Harnstoffgehalt im Nierenarterienblute grösser als im Nierenvenenblute (Picard, Gréhant), und vermehrt sich nach Unterbindung oder Exstirpation der Nieren (Meissner, Voit, Gréhant). Aehnliche Beobachtungen existiren für die Harnsäure (Meissner, Pawlinoff). Dagegen wird die Hippursäure in der Niere selbst gebildet; sie fehlt meist im Blute (Meissner & Shepard), und die Niere vermag Benzoësäure und Glycin, wenn Sauerstoff zugegen ist, zu Hippursäure zu verbinden, mögen dieselben dem Blute beigemischt sein oder mit Nierensubstanz digerirt werden (Bunge & Schmiedeberg, Kochs). Ob der Harnfarbstoff im Blute präexistirt, ist sehr zweifelhaft. Abgesehen von der Hippursäurebildung, und vielleicht der Farbstoffbildung, hat also die Niere eine lediglich abscheidende Function.

Die Nierenexstirpation tödtet die Thiere rasch, unter den noch nicht genügend erklärten Erscheinungen der Urämie. Bei Hunden tritt Erbrechen und Durchfall auf, durch welche grosse Wassermengen, und zwar stark ammoniakhaltig, entleert werden (Bernard & Barreswil); vermuthlich findet eine vicariirende Wasser- und Harnstoffausscheidung durch die Magen- und Darmschleimhaut statt, und eine Verwandlung des Harnstoffs in Ammoniumcarbonat; letzterem werden von Einigen die nervösen Erscheinungen der Urämie (Betäubung, Convulsionen) zugeschrieben, während andere die Wasserretention beschuldigen. Bei Vögeln ist die Nierenexstirpation kaum ausführbar, aber auch hier Harnsäureanhäufung nachgewiesen. — Aehnliche Anhäufungen, besonders bei Vögeln wegen der Unlöslichkeit der Harnsäure direct sichtbar, treten auch ein, wenn der schon gebildete Harn, z. B. durch Unterbindung der Harnleiter, Harnröhre oder Cloake (Galvani) zurückgehalten und resorbirt wird (Zalesky). — Die Hippursäurebildung geschieht in den obigen Versuchen auch ohne Zusatz von Glycin, wenn auch langsamer. Bei manchen

Thieren enthält das Blut nach Nierenexstirpation Hippursäure; es muss also auch andre, vicariirende Bildungsstätten für letztere geben. — Der Harnfarbstoff wird nach der verbreitetsten Ansicht erst in der Niere gebildet (vgl. über seine Verwandtschaft mit Blutfarbstoff oben p. 39).

Die Menge des gebildeten Harns, d. h. die Menge des aus dem Blute abgeschiedenen Wassers, ist in erster Linie von der Circulation abhängig (Ludwig mit Goll, Max Herrmann u. A.; Eckhard, Traube). Jede pathologische oder experimentelle Verminderung des arteriellen Blutdrucks, allgemein oder in der Nierenarterie, vermindert dieselbe, z. B. Herzkrankheiten, Pulsverlangsamung, Rückenmarkdurchschneidung, Verengerung der Nierenarterie, mechanisch oder durch Splanchnicusreizung, während Steigerung sie vermehrt (Durchschneidung des Splanchnicus, Reizung des Rückenmarks); sinkt der Aortendruck unter 40—50 mm. Hg, so hört die Harnbildung auf. In zweiter Linie ist die Harnmenge vom Wassergehalt des Blutes abhängig, wird z. B. durch Trinken rasch gesteigert, durch reichliches Schwitzen vermindert. Ferner führt Steigerung der Harnstoffbildung im Körper auch zu gesteigerter Wasser- d. h. Harnausscheidung. Endlich giebt es zahlreiche „harntreibende" Substanzen in Nahrungsmitteln (Bier), Arzneistoffen und Giften.

Die erstgenannten Einflüsse deuten auf ein filtratorisches Moment bei der Wasserausscheidung hin, für welches auch die Anatomie der Niere spricht. Die am Ende der gewundenen Harncanälchen sitzenden Kapseln enthalten den arteriellen, und doch mit capillardünnen Wänden begabten Gefässknäuel, dessen hoher Druck (da das Vas efferens sich noch einmal in Capillaren auflöst) die Annahme einer Wasserfiltration in die Kapsel rechtfertigt (Ludwig).

Diese Ansicht genügt jedoch nicht vollkommen und zwar aus folgenden Gründen (Heidenhain): 1. Verengerung oder Verschliessung der Nierenvene steigert die Harnbildung nicht, sondern hebt sie auf, nachdem vorher spärlicher eiweisshaltiger Harn abgesondert war (H. Meyer, Frerichs; indess ist es möglich, dass die venöse Stauung die Harncanälchen comprimirt und auch sonstige unberechenbare Störungen macht). 2. Vorübergehende Verschliessung der Nierenarterie zieht eine längere Unterbrechung der Harnbildung nach sich, nachdem die Circulation längst wiederhergestellt ist (Overbeck). 3. Die Harnvermehrung durch Trinken könnte nicht aus der Verdünnung, sondern höchstens aus der Volumvermehrung und Drucksteigerung des Blutes erklärt werden, und doch macht reichliches Getränk keine Blutdrucksteigerung (Pawlow), und andrerseits macht Injection von Blut oder Serum in die Gefässe keine Harnvermehrung (Ponfick). 4. Durchströmung ausgeschnittener Nieren mit Blut liefert kein harnartiges Filtrat (Löbell). Diese Bedenken haben Anlass gegeben, der Filtrationstheorie eine andere entgegenzustellen, nach welcher die den Glomerulus bedeckenden Epithelzellen die

Wasserabsonderung bewirken; diese Zellen würden durch Arterienverschluss oder Ausschneiden der Niere functionsunfähig werden (Heidenhain).

Die Abscheidung der festen Harnbestandtheile ist nachweisbar eine Function der gewundenen Harncanälchen, deren Zellen diese Substanzen in specifischer Weise aus dem Blute anziehen und an das Harnwasser abgeben (Bowman, Heidenhain). Pathologische Entartung derselben stört die Secretion. Ferner sieht man bei Vögeln die harnsäurehaltigen Harnkugeln innerhalb der Zellen entstehen, durch deren Zerfall sie erst frei zu werden scheinen, ebenso bei Säugethieren nach Injection von harnsaurem Natron (v. Wittich, Meissner); vor Allem aber sieht man nach Injection gewisser Farbstoffe in die Gefässe nur die Epithelien der gewundenen Harncanälchen von ihnen gefärbt, während die Kapseln und die graden Canälchen frei bleiben; die Kapseln liefern nur die Flüssigkeit, welche diese Stoffe aus den Zellen auswäscht; werden die Kapseln durch Aetzung zerstört, so bleibt der Farbstoff in den gewundenen Canälchen liegen; Aehnliches tritt ein, wenn durch Rückenmarksdurchschneidung (s. oben) die Filtration aus den Glomerulis abnimmt (Heidenhain).

Früher wurde auch die Abscheidung der festen Harnbestandtheile rein physicalisch erklärt; das Filtrat der Glomeruli musste diese Substanzen schon, wenn auch in grosser Verdünnung enthalten, und sollte sich durch resorptiven Wasserverlust in den Harncanälchen zu Harn concentriren (Ludwig). — Die grosse Länge der gewundenen Harncanälchen und der Henle'schen Schleifen vermehrt die secernirende Epithelfläche; die Zellen derselben zeichnen sich durch eine eigenthümliche radiale Streifung aus. Vermuthlich ist auch die Bildung der Hippursäure und des Harnfarbstoffs (s. oben) diesen Zellen zuzuschreiben, möglicherweise auch die pathologische Eiweissausscheidung, welche andere in die Glomeruli verlegen und aus abnorm hohem Filtrationsdruck erklären.

Nerveneinflüsse auf die Nierensecretion sind unzweifelhaft vorhanden. Gemüthsbewegungen, Nervenleiden vermehren häufig die Harnmenge; die Wirkungen der Operationen am Rückenmark und Splanchnicus sind schon oben (p. 114) erwähnt; endlich bewirkt Verletzung einer bestimmten Stelle des verlängerten Marks (s. unter Centralorgane) eine enorm vermehrte Harnsecretion, in gewissen Fällen mit Zuckergehalt des Harns, Diabetes mellitus (s. d. folg. Cap.), in anderen ohne solchen, Diabetes insipidus, Polyurie (Bernard). Alle diese Einwirkungen können jedoch auf Gefässveränderungen zurückgeführt werden, zumal da in der Gegend der erwähnten Verletzung Gefässcentra, und speciell auch solche der Niere, liegen, so dass die Wirkung auf Lähmung ihrer vasomotorischen, oder Reizung gefäss-

erweiternder Fasern beziehbar ist. Eigentlich secretorische Nerveneinflüsse sind bisher nicht erwiesen.

Die nach Trennung des Plexus renalis beobachtete Albuminurie (Krimer, Brachet, Müller & Peipers) ist noch nicht aufgeklärt.

Die Mengen der festen Harnbestandtheile (s. oben die Tabelle) hängen wesentlich von ihrer Quantität im Blute ab. Die hauptsächlichsten, namentlich Harnstoff, sind Endproducte des Verbrauches stickstoffhaltiger Substanzen im Körper, und daher von Stoffumsatz und Nahrung in erster Linie abhängig, worüber Specielleres bei der Lehre vom Gesammtstoffwechsel gesagt werden wird.

Die eigentliche Bedeutung der Harnsecretion liegt hiernach in der Ausscheidung von Wasser, gewissen Salzen, und stickstoffhaltigen Stoffwechselproducten aus dem Körper. Nebenbei schafft der Harn zahlreichen zufällig eingeführten Substanzen einen Ausweg, und ermöglicht dadurch z. B. Genesung nach vielen Vergiftungen; ja die Ausscheidung kann, besonders bei langsamer Aufsaugung (z. B. Curare vom Magen aus), so schnell geschehen, dass das Blut gar nicht zu einem wirksamen Giftgehalt gelangt (Bernard, Hermann).

Herausbeförderung des Harns.

Der secernirte Harn gelangt aus den gewundenen Harncanälchen in ihre Fortsetzung, die geraden, welche nach mehrfachen gabeligen Vereinigungen, an der Oberfläche der Nierenpapillen in die Nierenkelche und das Nierenbecken münden. Alle diese Theile sind stets mit Harn gefüllt; ein Rücktritt aus dem Becken in die Canälchen ist unmöglich, weil jeder erhöhte Druck in jenem die Mündungen dieser zusammendrückt. Aus den beiden Nierenbecken gelangt der Urin durch die beiden Ureteren in das Reservoir, die Harnblase, und zwar durch periodische wellenförmig ablaufende Contractionen der ersteren.

Die Harnblase, welche in leerem Zustande von vorn nach hinten abgeplattet ist, wird durch den sich ansammelnden Harn entfaltet und ausgedehnt, wobei der Scheitel über die Symphyse emporsteigt; sie fasst 1,5—1,8 Liter. Der Rücktritt des Harns in die Ureteren ist durch deren eigenthümliche Einmündungsweise verhindert (schiefe Durchbohrung der Blasenwand, so dass ein Druck von innen den Canal verschliesst). Die Entleerung in die Harnröhre wird durch einen permanent contrahirten Schliessmuskel (Sphincter vesicae), auch wohl durch die Elasticität der Prostata beim Manne, und bei Harndrang

auch durch willkürliche Contractionen der Harnröhrencompressoren (Budge) verhindert. Die nähere Ursache des Harndrangs ist unbekannt (Spannung der Blase?, Austritt von Harn in die Harnröhre?).

Die Harnentleerung wird willkürlich zugelassen, ist aber ein reflectorischer Act, bestehend in Nachlass des Sphinctertonus und Contraction der glattmuskeligen Blasenwand (Detrusor urinae); die Bauchpresse kann beschleunigend mitwirken. Die longitudinalen Detrusorfasern scheinen ausserdem am Sphincter radial zu ziehen und so die Blase zu öffnen (Kohlrausch). Am Schluss wird die Harnröhre selbst durch einige Contractionen des Bulbocavernosus entleert.

Die Ureterwellen haben beim Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm. in der Secunde. Jede Reizung des Ureter bewirkt eine nach beiden Seiten ablaufende Contractionswelle; dies geschieht auch in gänzlich ganglienlosen Ureterstücken, die Welle scheint also bloss durch Muskelleitung sich fortzupflanzen. Die spontanen Wellen laufen auch nach Durchschneidung der äusseren Nerven ab, und können auch nicht von einer directen Reizung der Wand durch den in den Ureter eintretenden Harn abgeleitet werden, denn sie bestehen noch nach Aufhebung der Harnsecretion (Engelmann).

Während des Aufenthalts in der Blase soll der Urin einen Theil seines Wassers durch Resorption verlieren (Kaupp). Andere bestreiten dies, da die Blase Salz- und Harnstofflösungen nicht resorbire, so lange ihr Epithel unversehrt ist (Küss, u. A.). Ferner wird ihm hier sowohl wie in der Harnröhre Schleim aus den zahlreichen Schleimdrüsen beigemengt. — Der Druck in der Blase beträgt in der Rückenlage 13—15 cm. Wasser und wird, wie überhaupt der Abdominaldruck, durch Inspiration, active Exspiration, Stehen, erhöht (Schatz, Dubois). — In der Blase sind die spätesten Harnportionen wegen der Lage der Uretermündungen die untersten; die Schichtung kann sich lange erhalten (Edlefsen).

Der Tonus des Blasensphincter wird dadurch bewiesen, dass im Leben die Blase einen höheren Harndruck aushält ohne sich zu entleren, als nach dem Tode (Heidenhain & Colberg u. A.). Das reflectorische Centralorgan für den Blasenschluss und die Blasenentlerung liegt im Lendenmark (s. Rückenmark). Ist dasselbe durch Durchschneidung des Dorsalmarks sich selbst überlassen, so entleert sich die Blase bei einem gewissen Füllungsgrade von selbst, ausserdem auf gewisse Hautreize (Goltz); der Wille kann aber den Reflex selbst bei starker Füllung hindern, und andrerseits auch bei wenig gefüllter Blase den Entleerungsapparat spielen lassen. Nach Zerstörung des Lendenmarks träufelt durch Lähmung des Sphincter beständig Harn ab, und doch entleert sich die Blase nie vollkommen. — Die Nerven treten theils direct durch die Kreuzbeinnerven, theils indirect durch Lendennerven und Sympathicus zur Blase, letztere das Gangl. mesentericum inf. durchsetzend, welches ein selbstständiges Reflexcentrum für die Blase enthalten soll (Sokownin, H. Nussbaum). — Die Blase reagirt auf allgemeine und locale Dyspnoe (Gefässverschluss) mit Contractionen (vgl. Darm).

C. Die Hautabsonderungen und die Milch.

Ueber Hautathmung und Hautausdünstung s. p. 78.

1. Der Schweiss.

Der Schweiss ist eine nur unter besonderen Umständen von der Haut gelieferte Flüssigkeit, farblos, klar (oder durch beigemischte Epidermisschuppen getrübt), von zweifelhafter Reaction (s. unten) und characteristischem Geruch. Seine Zusammensetzung ist wenig bekannt. Gefunden sind ausser Wasser und Salzen hauptsächlich Harnstoff, flüchtige Fettsäuren (bis zur Propionsäure und höher), Fette und Cholesterin.

Grössere Mengen Schweiss, jedoch stets durch Hauttalg und Epidermis verunreinigt, erhält man durch Lagerung des Körpers auf eine geneigte Metallrinne im Dampfbade, oder durch Bekleiden einzelner Körpertheile mit einem luftdicht schliessenden Ueberzuge (Guttapercha), der mit einem Auffangegefäss verbunden ist. Die Reaction wurde früher für den Menschen als sauer, und nur durch Zersetzung alkalisch, bezeichnet. Indess ist der Schweiss der Säugethiere durchweg alkalisch, und ebenso wird der menschliche Schweiss an talgdrüsenfreien Stellen (Vola manus) nach sorgfältiger Reinigung gefunden (Trümpy & Luchsinger); die saure Reaction rührt also vermuthlich nur von Beimengungen oder Zersetzung her. — Als zweifelhafte Schweissbestandtheile werden angeführt eine N-haltige Säure, Hidrotsäure (Favre) und ein rother Farbstoff (Schottin). Manche genossene Substanzen gehen in den Schweiss über.

Die quantitative Zusammensetzung des Schweisses ist ungefähr folgende (in 1000 Theilen): Wasser 995,6, Harnstoff 0,04, Fette 0,01, andere organische Stoffe 1,88, unorganische Stoffe 2,5 (Favre).

Absonderung des Schweisses.

Der Schweiss wird von den langen, am Grunde knäuelförmig aufgewundenen Schlauchdrüsen der Cutis, den Schweissdrüsen, abgesondert, welche namentlich an Stirn, Achselhöhlen, Fusssohlen, Handtellern reichlich und gross sind. Bei Säugethieren sondern fast nur die nackten Hautstellen, besonders stark und beständig gewisse Gegenden um Maul und Nase, ab.

Für gewöhnlich findet an den meisten Hautstellen keine Secretion statt. Dieselbe wird durch folgende Umstände hervorgerufen: 1. Hitze, d. h. erhöhte Körpertemperatur, sowohl allgemeine als locale; 2. Muskelanstrengung bewirkt allgemeines Schwitzen, locale Anstrengung häufig locales Schwitzen; 3. reichliches Getränk, besonders warmes; 4. Gemüthsbewegungen (Angstschweiss); 5. dyspnoische Zustände (bei Erstickung und in der Agonie); 6. gewisse Substanzen (Pilocarpin, Ammoniaksalze etc.).

Einzelne dieser Einwirkungen beweisen schon ohne Weiteres einen Einfluss des Nervensystems. Direct ergiebt sich derselbe daraus, dass Reizung des Nervenstammes einer Extremität Schweissabsonderung auf ihrer Haut bewirkt (Goltz; Kendall & Luchsinger); dieselbe tritt auch an abgeschnittenen Gliedmassen ein, ist also von vasomotorischen Einflüssen unabhängig; indess ist sie wahrscheinlich gewöhnlich (analog der Speichelsecretion) mit Gefässerweiterung verbunden; die Bahnen der Schweissnerven stimmen mit denen der gefässerweiternden Nerven überein (Luchsinger), auf welche daher verwiesen werden kann (vgl. p. 65). Eine Erklärung des Secretionsprocesses, der wahrscheinlich eine Function der Drüsenzellen ist, existirt nicht; die Wirkung des Getränks deutet auf eine Mitwirkung filtratorischer Momente ähnlich wie bei der Harnsecretion.

Die Schweissnerven haben einen centralen Angriffspunct im Rückenmark, welches unter der Einwirkung von Hitze, Dyspnoe und Giften Secretion einleitet, auch wenn das Gehirn abgetrennt ist (Luchsinger). Höhere Centra befinden sich im verlängerten Mark und im Grosshirn (letzteres durch die psychischen Schweisse erwiesen). Aber auch local können Gifte, vielleicht auch Hitze, die Drüsen, sei es direct oder durch peripherische Centra, erregen.

Ob das gewöhnliche Schwitzen in der Hitze auf reflectorischer Erregung von der Haut aus, oder auf directer Erwärmung der Haut, oder endlich auf Erwärmung der Centra beruht, ist nicht entschieden. — Die Bedeutung der glatten Muskelfasern der Schweissdrüsen (Kölliker) ist nicht bekannt. — Ueber Secretionsströme der Haut s. p. 96. — Ueber die physiologische Bedeutung der Schweisssecretion s. unter thier. Wärme.

2. Der Hauttalg.

Ein fettiges Secret, von fast unbekannter Zusammensetzung und Reaction, wird von den behaarten Hautstellen geliefert, aus kleinen traubigen Drüsen, welche in die Haarbälge münden. Das Secret wird durch die glatten Muskelfasern, welche um die Drüse herum zum Haarbalg gehen (Arrectores pili) anscheinend ausgepresst; ist die Drüse im Vergleich zum Haare gross, so wird sie durch die genannten Fasern über das Hautniveau vorgetrieben, wodurch die sog. „Gänsehaut“ entsteht; die Veranlassungen sind hauptsächlich Kälte und psychische Zustände. Die Zellen der Talgdrüsen sind mit Fetttröpfchen erfüllt, und gehen wahrscheinlich bei der Talgbildung zu Grunde. Ein Nerveneinfluss ist nicht nachzuweisen.

Grössere und selbstständige Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen

der Augenlider, die Drüsen des Praeputium penis, die Oeldrüsen der Schwimmvögel etc. — Das Ohrenschmalz wird dagegen zum Theil von Knäueldrüsen wie der Schweiss abgesondert; die Haarbälge des Gehörgangs haben Talgdrüsen. — Beim Neugebornen ist die Haut mit einer dünnen Talgschicht Vernix caseosa) überzogen.

3. Die Milch.

Die Milch ist ein ausschliesslich von weiblichen Säugethieren und normal nur nach der Geburt der Jungen längere Zeit geliefertes, zur ersten Ernährung der letzteren bestimmtes Secret. Sie bildet eine nur in dünnen Schichten durchscheinende, gelblich oder bläulich weisse, süsslich schmeckende und schwach riechende Emulsion feiner Fetttröpfchen (Milchkügelchen, Butterkügelchen) in einer klaren Elüssigkeit. Das spec. Gewicht ist 1,008—1,014. Die Reaction ist meist alkalisch, selten schwach sauer, oft amphichromatisch. Die Anwesenheit einer Membran um die Milchkügelchen ist nie mit Sicherheit erwiesen, und wegen der leichten Vereinigung der Kügelchen beim Buttern höchst unwahrscheinlich.

Die chemischen Bestandtheile der Milch sind: 1. Wasser; 2. Salze, und zwar hauptsächlich Kali-, Kalk-, Phosphorsäure-Verbindungen, auch etwas Eisen und Mangan (die Salze zeigen eine auffallend ähnliche Mischung mit denen der Blutkörperchen); 3. Milchzucker; 4. Albuminstoffe, besonders Casein, viel weniger Albumin (das beim Kochen entstehende Häutchen, in der Frauenmilch kaum vorhanden); 5. Fette: die Glyceride der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure, in kleinen Mengen auch der Butter-, Capron-, Caprin-, Capryl- und Myristinsäure (letztere als Butterfette bezeichnet); 6. Lecithin, oder Verbindungen desselben (Tolmatscheff) und Nuclein; 7. verschiedene Extractivstoffe, darunter Kreatin und Harnstoff (Léfort); 8. Gase (CO_2, O_2, N_2).

Beim Stehen der Milch steigen die Milchkügelchen langsam auf und bilden oben eine fettreichere Milchschicht, den Rahm; durch Schlagen desselben vereinigen sich die Kügelchen zur Butter. Bei längerem Stehen, besonders in der Wärme, findet Umwandlung des Milchzuckers in Gährungsmilchsäure (p. 14), durch ein unbekanntes, durch Aufkochen zerstörbares Ferment statt, die Milch wird sauer. Hierdurch, ebenso durch künstlichen Säurezusatz, und endlich durch das Labferment (p. 101) wird das Casein ausgefällt und reisst die Fettkügelchen mechanisch mit nieder; der Niederschlag heisst Käse, sein Filtrat (zucker-, albumin- und salzhaltig) Molke. — Andre behauptete Zersetzungen in der Milch (Bildung von Casein aus Albumin, von Fetten aus Eiweissstoffen, etc.) bedürfen noch der Bestätigung. Im reifenden Käse finden complicirte Zersetzungen des Caseins (vgl. unten p. 134) und der Fette statt. — Bemerkenswerth ist, dass wenn Milch durch Thonfilter mit Hülfe

von Luftdruck filtrirt wird, nicht bloss die Fette, sondern auch das Casein im Filter zurückbleibt (Zahn, Kehrer), ein noch nicht genügend aufgeklärter Umstand.

Die quantitative Zusammensetzung der Milch ist folgende (Mittelzahlen nach Moleschott):

In 1000 Theilen.	Frau.		Kuh.		Ziege.	Stute.
	Milch	Colostrum	Milch	Colostrum	Milch	Milch
Wasser	885,7	864,4	857,1	787,6	863,6	828,4
Salze	2,4	4,7	5,5	7,8	6,2	} 86,5
Milchzucker + Extr.	48,2	44,7	40,4	42,6	40,0	
Butter	35,6	33,5	43,1	35,0	43,6	68,7
Casein	28,1	} 52,7	48,3	} 127,0	33,6	16,4
Albumin	—		5,8		13,0	—

Doch sind die Methoden der Milchanalyse in manchen Puncten unsicher, und manche Angaben, namentlich über Frauenmilch, von obigen stark abweichend. Colostrum (Biesmilch) nennt man die in den ersten Tagen nach der Geburt abgesonderte Milch, welche sich durch grössere Concentration, stärkeren Eiweissgehalt und die Anwesenheit runder, blasser, contractiler (Stricker) mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen (Colostrumkörperchen) statt der Milchkügelchen auszeichnet. — Manche Nahrungs- und Arzneistoffe gehen in die Milch über.

Absonderung der Milch.

Die Milchdrüsen lassen sich als sehr vergrösserte, agglomerirte Talgdrüsen betrachten, und sind daher an den verschiedensten Hautstellen und in sehr verschiedener Zahl entwickelt: beim Menschen 2 an der Brust; bei der Stute und Ziege 2, bei der Kuh 4, in der Schamgegend; bei multiparen Thieren 10—12 mehr längs des Bauches. Sie entwickeln sich erst bei der Pubertät, und secerniren nur nach Geburten, dann aber beständig. Das Secret sammelt sich in flaschenförmigen Reservoirs (Milchcysternen, beim Menschen nur schmale Erweiterungen der Drüsengänge, deren jede Mamma 15—24 besitzt, bei der Kuh für jede Drüse eine grosse, fast ganz in der Zitze gelegene Höhle), welche mit je einem feinen Canale auf der Spitze der Warze, resp. Zitze münden und durch Luftdruck (Saugen) oder Melken entleert werden.

Auch bei Neugeborenen, vom 4. bis zum 8. Tage, kommt eine Milchsecretion vor („Hexenmilch"); ferner in seltenen Fällen bei Männern.

Die specifischen Bestandtheile der Milch, Casein, Milchzucker und Butterfette, sind im Blute nicht oder nur in verschwindender Menge enthalten, entstehen also erst in den Zellen der Milchdrüsenalveolen. Dieselben bilden eine einfache Wandschicht, schwellen bei der Secretion an, und bilden in ihrem inneren Theile Fetttropfen; dieser Theil scheint sich aufzulösen und durch den nachwachsenden äusseren Theil

der Zelle ersetzt zu werden; ein Nachwuchs neuer Zellen an Stelle der verfettenden, wie bei der Talgbildung, findet also nicht Statt (Heidenhain). Die Colostrumkörperchen sind sich ablösende Epithelien, welche anscheinend erst nach der Ablösung sich durch amöboide Bewegungen mit Fetttropfen füllen (Heidenhain & Partsch). Ueber die speciellen chemischen Quellen der einzelnen Milchbestandtheile ist durchaus nichts Sicheres bekannt (über die Fettbildung s. d. allg. Stoffwechsel).

Die Nahrung hat grossen Einfluss auf Menge und Zusammensetzung der. Milch. Reichliche Kost, namentlich eiweissreiche, vermehrt unter Zunahme des Drüsenvolums (durch Vermehrung der Zellen, Heidenhain) die Menge, den Casein- und Fettgehalt, während der Zuckergehalt besonders durch Kohlehydrate gesteigert wird; Fettnahrung vermehrt den Fettgehalt nicht.

Ein Nerveneinfluss wird dadurch constatirt, dass Gemüthsbewegungen Menge und Qualität der Milch verändern können. Die spärlichen experimentellen Ergebnisse an Thieren (Eckhard, Röhrig) stehen vor der Hand unter einander in Widerspruch. Häufige Entleerung vermehrt die Milchbildung, möglicherweise durch den Einfluss des Secretdrucks auf die Zellen. Das Secret wird wahrscheinlich durch die glatten Muskelfasern der Drüse den Behältern zugetrieben; auch eine Art von Erection der Warze beim Säugen scheint durch glatte Muskeln bewirkt zu werden.

Die 24stündige Milchmenge beider Brüste wird auf etwa 1350 grm. geschätzt.

D. Andere Drüsensecrete.

Die Schleimhäute der Athmungs-, Harn-, Geschlechts- und Sinnesorgane sind mit Schleimdrüsen ausgestattet, deren Secrete kaum untersucht sind. Sie reagiren meist alkalisch, der Scheidenschleim sauer. Für ihre Bildung gilt vermuthlich das vom Mundschleim Gesagte. Die fettigen Secrete des Gehörgangs und der Augenlider sind schon erwähnt. Der Samen, in welchem morphologische Bestandtheile die Hauptsache sind, wird bei der Zeugung besprochen. Es bleiben noch zu besprechen die

Thränen.

Sie bilden eine klare, farblose, alkalische, salzig schmeckende Flüssigkeit, welche aus Wasser, Salzen (besonders Chlornatrium), et—

was Mucin und Eiweiss besteht. Ueber ihre Bedeutung, Ergiessung und Schicksal s. unter Sehorgan.

Die Thränen enthalten 99 pCt. Wasser, 0,1 Albumin, 0,8 Salze, 0,1 Epithelien (Frerichs).

Die Thränendrüse schliesst sich in Bau und Absonderung vollkommen den Eiweissdrüsen an (Heidenhain, vgl. p. 99). Sie secernirt beständig; ihre Secretion wird aber bei psychischen Erregungen gewisser Art, und ferner reflectorisch bei Reizung der Nasenschleimhaut, der Conjunctiva und der Retina bedeutend gesteigert. Der Reflex von der Nasenschleimhaut erstreckt sich nur auf die gereizte Seite. Die Nerven, deren Reizung die Secretion steigert, welche also die secretorischen Fasern enthalten, sind: R. lacrymalis trigemini, R. subcutaneus malae trig., und der Halssympathicus. Der Nasenreflex bleibt nach Durchschneidung des Lacrymalis aus (Herzenstein).

III. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme.

In vielen Körperhöhlen, besonders in den sogenannten serösen Säcken, finden sich alkalische Flüssigkeiten, welche früher als Secrete der Höhlenwände, z. B. der mit einer einfachen Endothelschicht bekleideten serösen Häute, betrachtet wurden, und zwar galten sie, da sie im Wesentlichen nur Bestandtheile des Blutplasma enthielten, als einfache Filtrate oder sog. Transsudate des Blutes. Sehr ähnlich verhält sich der Inhalt der Spalträume sämmtlicher Gewebe des Körpers, die sog. Parenchymsäfte. Alle diese Flüssigkeiten werden neuerdings, da sie mit Lymphgefässen communiciren und Lymphzellen enthalten, als Lymphe betrachtet (v. Recklinghausen; vgl. Cap. 4). Sie unterscheiden sich unter einander nur durch die Mengenverhältnisse ihrer Bestandtheile, über welche folgende Tabelle (nach K. B. Hofmann), in welche auch einige pathologische Transsudate aufgenommen sind, eine Uebersicht giebt.

In 1000 Theilen.	Wasser.	Feste Bestandth.	Albumin.	Fibringeneratoren, resp. Fibrin.	Extractivstoffe.	Salze.
(Blutplasma)	908,4	91,6	71,1	9,2	4,8	7,4
(Blutserum)	913,3	86,7	72,5	—	6,4	7,8
Liquor pericardii	948,1	51,9	38,8	0,7	4,7	7,5
Humor aqueus	986,9	13,1	1,2	—	4,2	7,7
Liquor cerebrospinalis	988,2	11,8	?	—	?	9,5
Ascitesflüssigkeit	983,3	16,7	(33,0)[1]	—	(13,0)[1]	8,2
Hydroceleflüssigkeit	937,4	62,6	47,3	—	6,3	7,9

[1]) Die eingeklammerten Zahlen gehören einer anderen Analyse an.

Es gehören noch hierher Liquor pleurae, peritonei, amnii, allantoidis, Endo- und Perilymphe des Ohres, Glaskörper u. s. w. — Die Gelenkschmiere oder Synovia, welche in den Zotten der Synovialhaut eine Art Absonderungsorgan hat, enthält auch Mucin (2—6 p. mille), Fett (0,6—0,8 p. m.) und Epithelien. Die Schleimbeutel- und Sehnenscheidenflüssigkeiten enthalten einen noch nicht erforschten gallertartigen Stoff.

Hier mögen auch noch einige Bemerkungen über die Chemie mehrerer Gewebe ihre Stelle finden (über Muskel- und Nervengewebe s. die betr. Capitel).

Knochengewebe. Das reine Knochengewebe (nach Entfernung von Periost, Marksubstanz etc.) besteht höchst überwiegend aus unorganischen Salzen; in dem vollkommen getrockneten Knochen (Wasser etwa 2 pCt.) findet sich eine für jede Thierart sehr constante Zusammensetzung; beim Menschen 68 pCt. Salze, 32 pCt. organische Substanz (Zalesky). Erstere bestehen aus 84 pCt. basisch phosphorsauren Kalks ($P_2O_8Ca_3$), 1 pCt. basisch phosphorsaurer Magnesia ($P_2O_8Mg_3$), 7,6 pCt. anderer Kalksalze (CO_3Ca, $CaCl_2$, $CaFl_2$) und 7,4 pCt. Alkalisalze (NaCl etc.). Der organische Antheil besteht fast ganz aus leimgebender Substanz, und wandelt sich durch Kochen, namentlich nach Behandlung mit Säuren, in Leim um.

Die eigentliche Knochensubstanz hat in spongiösen und compacten Knochen genau dieselbe Zusammensetzung. Die Constanz der Zusammensetzung der Knochensubstanz (Milne Edwards jun., Zalesky) berechtigt zu der Annahme, dass die Salze nicht mechanisch in die organische Substanz eingelagert, sondern chemisch mit dieser verbunden sind.

Verdünnte Säuren entziehen dem Knochen die Salze und lassen die weiche knorpelartige organische Substanz zurück. Glühen zerstört umgekehrt die letztere und hinterlässt eine weisse poröse unorganische Masse (gebrannter Knochen). In beiden Fällen bleibt die ungefähre äussere Gestalt des Knochens erhalten.

Dem Knochen schliessen sich die anderen mit Kalksalzen imprägnirten Gewebe an, z. B. die Zähne. Der Zahnschmelz, fast wasserfrei, erhält nur 4 pCt. organischer Substanz, und im übrigen die Bestandtheile des Knochens in analogen Verhältnissen.

Knorpelgewebe. Abgesehen vom Wasser und den Bestandtheilen der Zellkörper enthält der Knorpel hauptsächlich chondringebende Substanz, Einlagerungen von Elastin und wenig unorganische Salze.

Dem Knorpel am nächsten steht die Cornea, welche beim Kochen eine chondrinähnliche Substanz liefert; sie enthält ausserdem viel fibrinoplastische Substanz.

Bindegewebe. Im Bindegewebe kann man unterscheiden (Kühne): 1) die Substanz der Fibrillen, — leimgebende Substanz, 2) die Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, durch Kalk- und

Barytwasser extrahirbar (Rollett), das Extract enthält Mucin, 3) die Einlagerungen von Elastin und 4) die Zellkörper mit ihren gewöhnlichen, hauptsächlich eiweissartigen Elementen; häufig sind dieselben von Fett erfüllt. In den foetalen und einigen anderen Bindegeweben tritt die leimgebende Substanz gegen die mucingebende zurück.

Viertes Capitel.

Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung.

Die Verluste, welche das Blut durch die Absonderungsprocesse erleidet, werden durch beständige Aufsaugung neuer Stoffe ersetzt, deren hauptsächlichste Quelle die Nahrung ist (über Wesen und Bestandtheile derselben s. d. 5. Cap.). Die Aufnahme derselben in die Säfte wird aber erst nach gewissen Vorbereitungen möglich, welche man Verdauung oder Digestion nennt.

I. Die Verdauung.

Die festen und flüssigen Nahrungsmittel werden in das obere Ende des Verdauungscanals, den Mund, aufgenommen, und unterliegen durch dessen mechanische Vorrichtungen und die chemischen Einflüsse seiner Secrete mannigfachen Veränderungen, welche, ähnlich der Extractbereitung in der Apotheke, in Zerkleinerung und Behandlung mit lösenden und löslich machenden Flüssigkeiten bestehen. Der gewonnene Auszug wird von den Wänden des Canals aufgesogen und dadurch von dem unextrahirbaren Rest, dem Koth, gleichsam abfiltrirt, welcher letztere durch das untere Ende des Canals, den After, ausgeworfen wird. Bei den Pflanzenfressern, deren Nahrung viel schwieriger extrahirbar ist als die der Fleischfresser, ist der Canal viel länger als bei letzteren.

	Verhältniss der Canallänge zur Körperlänge	Verhältniss der Canaloberfläche zur Körperoberfläche
Rind (Pflanzenfresser)	21 : 1	3 : 1
Schwein (Omnivor)	15 : 1	?
Katze (Fleischfresser)	4,5 : 1	1,7 : 1

1. Die Vorgänge im Munde.

Das Ergreifen der Nahrung geschieht für flüssige Substanzen durch Eingiessen unter Beihülfe des Einsaugens (Trinken), für feste dadurch, dass kleine Stücke hinter Lippen und Zähne gebracht, oder durch die. Schneidezähne von einem grösseren Stücke abgeschnitten (abgebissen) werden.

Für gewöhnlich, d. h. bei geschlossenem Munde, wird der Unterkiefer sammt der Zunge vom Luftdruck getragen, so dass es mehr Anstrengung kostet den Kiefer abgezogen als angezogen zu erhalten; der Mundraum ist vorn durch die Lippen, hinten gegen den Athmungscanal durch das über die Zungenwurzel gespannte Gaumensegel luftdicht abgeschlossen und hat einen negativen Druck von 2—4 mm. Hg (Mezger, Donders). Das Saugen des Säuglings geschieht durch diese Aspiration, und nicht durch Einathmung.

Sofort nach dem Ergreifen erfolgt bei festen Bissen die Zerkleinerung, das Kauen. Dasselbe beginnt mit gröblichem Zerschneiden zwischen den messerförmigen Schneidezahnreihen, hierauf folgt eine Zermalmung zwischen den höckrigen Flächen der Back- (Mahl-) Zähne. Ersteres geschieht durch abwechselnde An- und Abziehung des Unterkiefers senkrecht gegen den Oberkiefer, also Drehung des ersteren um eine durch seine beiden Gelenke gehende, horizontale Axe; die Anziehung durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Abziehung durch den Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus, bei befestigtem Zungenbein (Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus, Sternothyreoideus). Zur Zermalmung gehört eine Verschiebung der Gelenkköpfe des Unterkiefers in ihren Gelenkgruben, welche den Unterkiefer gegen den Oberkiefer nach vorn, nach hinten und nach den Seiten verrückt; hierzu dienen besonders beide Pterygoidei, welche den Unterkiefer nach vorn und bei einseitiger Contraction nach der andern Seite hin ziehen; ferner die oben genannten drei Abzieher des Kiefers, die eine nach hinten ziehende Componente haben. Das fortwährende Hineinschieben des Bissens oder seiner Theile zwischen die Zahnreihen geschieht von aussen her durch die Wangen- und Lippenmuskeln, bes. den Buccinator, von innen her durch die Zunge. Letztere vermag auch weichere Bissen durch Andrücken und Reiben gegen den harten Gaumen zu zerquetschen.

Die Zunge wird in toto durch den Genioglossus nach unten und etwas nach vorn, durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen. Alle diese Muskeln, sowie der Lingualis durchsetzen den Zungenkörper mit verticalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Combination ihrer Contractionen kann er die mannigfaltigsten Formen an-

nehmen: Abplattung durch Contraction der Verticalfasern, Verlängerung und Verdickung durch Contraction der Vertical- und Querfasern, Verkürzung durch Contraction der Längsfasern, nach oben concave Rinne durch Contraction der Quer- und der inneren Verticalfasern, Convexität nach oben durch Contraction der unteren Querfasern, Seitwärtsbiegung der Spitze durch einseitige Contraction der Längsfasern u. s. w.

Die Nerven für den Kauapparat verlaufen im Ram. maxillaris inferior trigemini (bes. seinem oberen Zweig: Crotaphitico-buccinatorius) und im Hypoglossus. Das Centrum für die Kaubewegungen liegt in der Medulla oblongata.

Durch das Kauen und die gleichzeitige Einspeichelung, d. h. Mischung mit den Mundsecreten (p. 97) wird der formbare Brei des Bissens gebildet.

2. Das Schlucken.

Die Beförderung des Inhalts vom Munde in den Magen, welche bei Flüssigkeiten meist unmittelbar mit dem Trinken verbunden ist, bei festen Substanzen die gekauten Bissen betrifft, heisst Schlucken oder Schlingen. Es hat den Character der zur Fortbewegung in Canälen sehr allgemein verwendeten Peristaltik, d. h. fortschreitende Schnürung durch die Wandmusculatur; im Munde und Rachen ist jedoch, wegen der complicirten Gestalt, der Vorgang weniger einfach. Es lassen sich zwei Stadien unterscheiden: 1. Der Bissen wird auf dem vorderen Theil der Zunge, welche eine nach oben concave Rinne bildet, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Anpressung derselben an den harten Gaumen vorgeschoben und gelangt hinter den vorderen Gaumenbogen. 2. a) Der vordere Gaumenbogen schliesst sich durch Contraction der Musc. palatoglossi und zugleich nähert sich die Zungenwurzel durch diese Contraction dem Gaumensegel. b) Auch die hinteren Gaumenbögen schliessen sich unter Zuhülfenahme der Uvula und das so geschlossene Gaumensegel wird nach hinten und oben gezogen, bis zum Anschluss an die hintere Rachenwand (Mm. pharyngopalatini, Levator und Circumflexus palati). c) Zungenbein und Kehlkopf werden einander genähert (Thyreohyoideus) und beide stark nach vorn und oben gezogen (Genio- und Mylohyoideus, Digastricus anterior; der Unterkiefer, der durch die Kaumuskeln angezogen ist, bildet den festen Halt); auch den Pharynx ziehen der Stylo- und Salpingopharyngeus nach oben; hierdurch wird die Zungenwurzel nach hinten umgebogen und sammt der Epiglottis auf den Kehlkopfeingang gedrückt. Durch a) ist der Rücktritt in die Mundhöhle, durch b)

der Abweg in das Cavum pharyngonasale und in die Nase, durch c) der in den Kehlkopf abgesperrt, so dass der Bissen der fortschreitenden Schnürung durch die Constrictores pharyngis folgend keinen anderen Weg als in den Oesophagus hat. Beim Vorübergang an der schleimdrüsenreichen Gegend der Tonsillen wird er mit Schleim überzogen und dadurch seine Fortbewegung erleichtert.

Die Bewegung durch den Oesophagus geschieht durch einfache peristaltische Contraction der Wand, welche in den unteren zwei Dritteln der Lunge nur glatte Musculatur besitzt. Nach neueren Angaben (Falk, Meltzer) soll die Pharynxcontraction hinreichen um den Inhalt bis in den Magen zu schleudern, und die viel langsamere peristaltische Welle nur Reste oder sehr grosse Bissen hinabbefördern.

Figur 7 und 8 (nach Henke, Zaufal und S. Mayer) stellen die Ruhe- nnd die hauptsächlichste Schlingstellung des Pharynx dar. In Fig. 8 sieht man die Vorziehung der Zungenwurzel, den Schluss des Kehlkopfes und die Hebung des

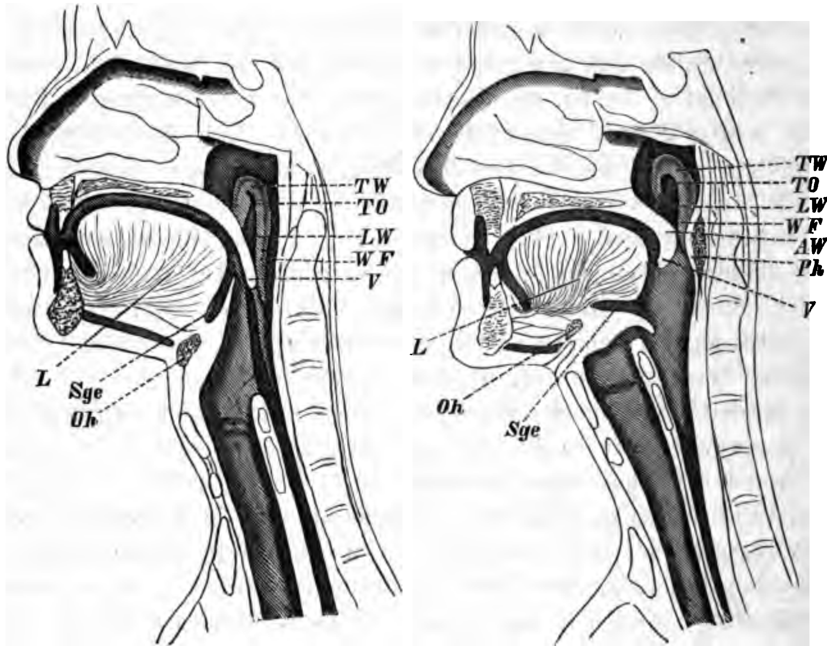


Fig. 7. *Fig. 8.*

L Lingua, V Velum palati, Oh Os hyoideum, Sge Sinus glossoepiglotticus, TO Tubenostium. TW Tubenwulst, WF Wulstfalte, LW Levatorwulst, AW Azygoswulst.

Gaumensegels. Letzterem kommt die hintere Pharynxgegend (bei Ph) etwas entgegen in Form eines durch Contraction des Constrictor pharyngis superior bewirkten queren Wulstes (Passavant). Bei der Hebung des Segels findet auch Oeffnung

der Tuba Eustachii unter Veränderungen der von der Tubenöffnung ausgehenden Schleimhautwülste und Falten statt (Zaufal), auf welche die Figur hindeutet. (Näheres s. beim Gehörorgan.)

Auch bei fehlender Epiglottis kann die Zungenwurzel den Kehlkopfeingang, wenn auch weniger sicher, schliessen. Die Tasche zwischen Zungenwurzel und Epiglottis ist beim Schlucken so vollkommen geschlossen, dass von verschluckten (gefärbten) Flüssigkeiten nichts eindringt (Schiff). Hunde können einen Gegenstand selbst dann verschlucken, wenn er durch Faden und Rolle mit einem Gewicht von 250—450 grm. belastet ist (Mosso).

Die Schluckbewegung ist eine geordnete Reflexbewegung, welche durch Berührung der Zungenwurzel, des Gaumensegels und seiner Umgebung, auch der Kehlkopfschleimhaut, ausgelöst wird, hauptsächlich durch den Bissen selbst; das sog. „Leerschlucken“ ist nur ein Verschlucken von Speichel und wird nach Erschöpfung des Speichelvorraths unmöglich. Die beim Schlucken betheiligten motorischen Nerven sind: der Hypoglossus für die Zunge, Plexus pharyngeus (gebildet vom Glossopharyngeus, Vagus-Accessorius und Sympathicus) für den Rachen, und Vagus für den Oesophagus. Der Tensor palati mollis und der Mylohyoideus werden ausserdem vom Trigeminus versorgt. Die sensiblen Fasern, welche reflectorisch das Schlingen einleiten, liegen im Glossopharyngeus, in den Gaumenzweigen des Trigeminus, sowie im R. laryngeus sup. vagi, zuweilen auch im Recurrens, und das Reflexcentrum in der Medulla oblongata. Im Oesophagus pflanzt sich die Contractionswelle auch über unterbundene oder excidirte Schlundstellen hinweg fort, ein Beweis, dass die Coordination im Centralorgan und nicht durch den Zusammenhang des Rohres selbst bedingt ist (Mosso). Nach Durchschneidung der Vagi geräth der untere Theil des Oesophagus in anhaltende Contraction (Bernard).

3. Die Vorgänge im Magen.

Im Magen findet hauptsächlich die Einwirkung des Speichels und des Magensaftes auf die verschluckte Nahrung statt. Diese Wirkungen sind theils am Mageninhalt selbst, bei pathologischen oder künstlichen Magenfisteln, theils durch künstliche Verdauungsversuche mit Speichel, Magensaft oder sauren Aufgüssen von Magenschleimhaut (p. 102) beobachtet. Sie bestehen in Folgendem:

1. Lösliche Nahrungsbestandtheile (Zucker, Salze etc.) werden gelöst; von stark saurem Magensaft können auch Knochenerden gelöst werden.

2. Der verschluckte Speichel (das Ptyalin, p. 97) verwandelt

die Stärke, besonders die gequollene (Kleister), in Zucker; nach neueren Untersuchungen wird sie nur in Dextrin und Zucker (zu gleichen Molecülen) gespalten (Musculus, Payen u. A.). Diese Wirkung geschieht auch bei saurer Reaction und wird mit zunehmender Temperatur schneller; die im Magen herrschende Körpertemperatur ist am günstigsten.

3. Der saure Magensaft löst durch sein Pepsin unlösliche oder geronnene Eiweisskörper bei Körpertemperatur auf. Die Lösungen, sowie das schon gelöst zugeführte Eiweiss, werden weiterhin chemisch verändert; das Eiweiss wird zunächst durch Neutralisation fällbar, d. h. in ein Säurealbuminat verwandelt; endlich verliert es diese Fällbarkeit, sowie die durch eine Anzahl Metallsalze, durch Alkohol, und die Coagulirbarkeit durch Hitze und Mineralsäuren. Es wird dünnflüssig und leicht durch thierische Membranen dringend. In diesem Zustande heisst das modificirte Eiweiss Pepton.

Die Fortschritte der Pepsinwirkung werden am genauesten durch sog. Pepsinproben festgestellt, z. B. durch Vergleichung der Rückstände des festen Stoffes vor und nachher (Bidder & Schmidt), durch Bestimmung der durch ein Filter, welches das Verdauungsgemisch enthält, abtropfenden Lösungsmengen (Grünhagen), durch Tinction des Eiweissstoffes und Beobachtung des Farbstoffübergangs in die Lösung (Grützner). — Die Auflösung geschieht bei Casein und Fibrinflocken am leichtesten, schwerer bei Muskelfasern, am schwersten bei Albumin, gleichgültig ob gekocht oder gelöst. — Der günstigste Säuregrad ist derjenige, welcher für sich allein am schnellsten aufquellend wirkt; die Quellung ist für die Pepsinverdauung wesentlich; mechanische Behinderung durch Umschnüren hindert auch letztere; der günstigste Säuregrad für Fibrin ist 0,86—0,88 p. mille HCl (Brücke). Statt der Salzsäure wirken auch andre Säuren, aber langsamer. — Die Pepsinmenge beschleunigt die Verdauung bis zu einem gewissen Maximum. — Die günstigste Temperatur liegt bei 35—50°, doch findet Verdauung noch zwischen 10 und 60° statt, bei Kaltblütern zwischen 0 und über 40° (Optimum für den Hecht 20°). Durch Erhitzen über 60° wird das Ferment zerstört (trocken verträgt es weit über 100°). — Das Pepsin wird bei der Verdauung nicht verbraucht, sondern kann bei Zusatz neuer Säure immer neue Fibrinmengen verdauen.

4. Der saure Magensaft löst durch das Pepsin auch Leim und leimgebendes Gewebe auf, und verwandelt sie in einen nicht gelatinirenden, leicht diffundirenden Leim (Leimpepton). Diese Umwandlung geschieht viel schneller als die sonst ähnliche durch die Säure allein.

5. Der Magensaft bringt, gleichgültig, ob sauer oder neutralisirt, Milch zur Coagulation; das gefällte Casein wird dann wie jeder Eiweisskörper verdaut und peptonisirt. Die fällende Substanz ist das Labferment (p. 101).

6. Trauben- und Milchzucker werden durch Magensaft (durch ein besonderes, noch nicht isolirtes Ferment; Hammarsten) in Milchsäure verwandelt (was aber zu langsam geschieht um für die Milchcoagulation in Frage zu kommen).

Die Fermente des Speichels und Magensaftes werden durch Carbolsäure, Salicylsäure, arsenige Säure in ihrer Wirkung nicht gestört, gehören daher nicht zu den organisirten, sondern zu den löslichen Fermenten, welche man neuerdings als Enzyme (Kühne) bezeichnet. Die meistens auf Organismen beruhenden Gährungs- und Fäulnissprocesse werden im Gegentheil durch den Magensaft unterbrochen. Die Selbstverdauung des Magens wird nach den Einen durch die Resistenz seines Epithels, nach Anderen durch das circulirende alkalische Blut verhindert; necrotische Schleimhautstellen sind der Verdauung zugänglich, welche schliesslich die ganze Wand durchbohrt.

Ueber die Dauer des Verbleibens im Magen existiren keine brauchbaren Bestimmungen; anscheinend verlassen die flüssigen Inhaltstheile den Magen schneller, und der Nutzen der Milchcoagulation würde sich auf diese Weise erklären. Ob die Aufenthaltszeit zur Peptonisirung des Eiweisses hinreicht, ist unbekannt. Neben der Verdauung findet ohne Zweifel auch Aufsaugung durch die sehr reichen Blut- und Lymphgefässe der Magenwand statt. Der in den Darm tretende saure, meist dünne Brei heisst Chymus; doch treten auch feste Stücke über.

Der Magen ist an seinen beiden Oeffnungen, Cardia und Pylorus, für gewöhnlich durch die sphincterartigen Ringmuskelverdickungen geschlossen. Erstere öffnet sich bei jedem Schlucken, letztere ab und zu um eine Chymusportion in den Darm zu lassen. Während der Verdauung macht der Magen Bewegungen, welche wahrscheinlich sowohl das Durchkneten des Inhalts mit dem Magensaft als die Entleerung durch den Pylorus bewirken; sie bestehen soweit bekannt in Einschnürungen und wellenförmig vorrückenden seichteren Contractionen, und scheinen meist träge zu sein. Ueber ihren specielleren Verlauf ist nichts Sicheres bekannt. Im gefüllten Zustande drängt sich die sonst nach unten gerichtete grosse Curvatur nach vorn, durch eine passive Drehung des Magens um die durch die festen Puncte Cardia und Pylorus gelegte Axe. Verschluckte oder im Mageninhalt entwickelte Gase treten zum Theil durch die am höchsten gelegene Cardia wieder aus. Während des Schlafes sollen die Magenbewegungen fehlen (Busch).

Ueber die Innervation der Magenbewegungen ist nur bekannt,

dass Reizung der Vagi Magencontractionen hervorbringt (nicht ganz constant), und Durchschneidung derselben die Fortbewegung der Speisen aus dem Magen erheblich beeinträchtigt. Auch dem Sympathicus wird ein Einfluss zugeschrieben. Ob diese Nerven die normalen Bewegungen bewirken oder diese nur reguliren, während sie durch Nahecentra unterhalten werden, ist unbekannt.

Beim Frosche werden die Schlund- und Magenbewegungen nach Durchschneidung der Vagi oder Zerstörung der Cerebrospinalorgane sehr lebhaft, so dass ein mittels der Vagi ausgeübter Hemmungseinfluss anzunehmen ist (Goltz, vgl. auch p. 129).

Das Erbrechen ist eine durch Magenreizung (Ueberfüllung, ätzende Substanzen, abnorme Verdauungsproducte) oder gewisse Gifte, welche auch bei Einführung ins Blut wirken (Brechmittel), hervorgerufene, von Ekelgefühl eingeleitete Entleerung des Magens nach oben. Es findet um so leichter statt, je mehr der Magen nur eine longitudinale Darmerweiterung (wie bei Fischen und Amphibien) darstellt; die Querstellung des Magens, namentlich aber starke Entwicklung des Fundus, erschwert es; deshalb brechen Raubthiere leichter als Pflanzenfresser, Kinder leichter als Erwachsene; Vögel erbrechen nur aus dem Kropf (Mellinger). Bei Fischen und Amphibien reicht die Magenbewegung zum Erbrechen aus (Mellinger), bei Säugethieren muss die Bauchpresse mitwirken (Magendie); jedoch kann letztere allein kein Erbrechen machen, sondern es ist active Betheiligung des Magens, namentlich Oeffnung der Cardia, nöthig (Schiff, Mellinger); Ansaugung durch den Thorax wirkt unterstützend (Lüttich). — Das Centralorgan für den Brechact ist dem Respirationscentrum nahe verwandt (Hermann); Brechmittel verhindern das Zustandekommen der Apnoe (vgl. p. 90), und ebenso verhindert starke künstliche Respiration das Zustandekommen des Brechacts; das Brechmittel scheint also das Respirationscentrum stark zu erregen (Grimm); diese Erregung ist auch bei Injection des Brechmittels in das Blut meist eine Wirkung centripetaler Nerven (Kleimann & Simonowitsch), doch giebt es anscheinend auch central wirkende Brechmittel, besonders Apomorphin. — Sehr ähnlich der Mechanik des Brechacts ist die der Ructus (Lüttich) und die des Futteraufsteigens bei den Wiederkäuern (Toussaint).

Manche Thiere haben accessorische Schlund- und Magengebilde, in welchen die Zerkleinerungsarbeit oder die Einwirkung des Speichels fortgesetzt wird. Zu ersteren gehört der Kaumagen der Käfer, das Magengerüst der Krebse und der Muskelmagen der Vögel, zu den letzteren der Kropf der Vögel und die Vormägen der Wiederkäuer. Bei letzteren gelangt nur flüssiges oder feinbreiiges (wiedergekäutes) Futter direct an das wirkliche Ende des Oesophagus, in den Blättermagen (Psalter) und den eigentlichen Drüsenmagen (Labmagen), während das grobe nur oberflächlich durchgekaute Futter die Lefzen einer Spalte im unteren Oesophagustheil auseinander drängt und in die drüsenlosen Säcke des Netzmagens (Haube) und des Wanstes (Pansen) fällt, um hier mit Speichel digerirt und portionsweise durch einen noch dunklen Mechanismus zum Wiederkäuen wieder in das Maul befördert zu werden.

4. Die Vorgänge im Darm.

Im Darm kommt der saure Chymus mit durchweg alkalischen Secreten in Berührung, nämlich mit Galle und Pancreassaft im Duodenum, mit Darmsaft im ganzen Darm. Dies muss zunächst eine Umwandlung der Reaction zur Folge haben, welche in der Mitte des Dünndarms meist vollendet ist.

Die Galle, welche den Darminhalt gelb färbt, unterbricht zunächst die weitere Wirkung des noch vorhandenen Pepsins (Bernard), anscheinend durch Bildung eines Niederschlages aus Eiweiss- und Gallenbestandtheilen, welcher das Pepsin mit niederreisst (p. 32), und ausserdem durch Verhinderung der zur Magenverdauung erforderlichen Quellung (p. 130) (Brücke, Hammarsten). Die viel untersuchte Ursache jener Fällung ist noch nicht genügend festgestellt.

Der Bauchspeichel (sowie die alkalischen Extracte des Pancreas, vgl. p. 107) hat folgende verdauenden Einwirkungen: 1. Gequollene Stärke wird durch ein sehr kräftiges diastatisches Ferment in Dextrin und Zucker verwandelt (Bernard), also die Wirkung des Speichels im Darme fortgesetzt. 2. Geschmolzene und flüssige Fette (Oele) werden sofort emulgirt (eine Eigenschaft, welche in geringerem Grade auch der Galle zugeschrieben wird), und theilweise zu Glycerin und Fettsäure gespalten, so dass bei Butterfetten saure Reaction auftritt (Bernard). Bei der Emulgirung sind die gebildeten Fettsäuren und deren Alkalisalze (Seifen) wesentlich betheiligt (Brücke, Gad, G. Quincke). — 3. Eiweisskörper und leimgebendes Gewebe werden, und zwar abweichend von der Magenverdauung bei alkalischer Reaction, aufgelöst und in Peptone verwandelt (Corvisart). Letztere werden theilweise weiter gespalten, wobei im Falle des Eiweiss Leucin und Tyrosin (Kühne), Asparaginsäure und Glutaminsäure (Radziejewski & Salkowski, v. Knieriem), Xanthin und Sarkin (Salomon), im Falle des Leims statt des Tyrosins Glycin und Ammoniak auftreten. Milch soll wie vom Magensaft durch ein Labferment zuvor coagulirt werden (Roberts).

Der Darmsaft wirkt nur auf Fibrin verdauend, die Wirkungen auf Fette und Stärke sind zweifelhaft (vgl. p. 109). Das Secret der Brunner'schen Drüsen enthält zwar Pepsin, doch würde dasselbe wegen der Galle nicht wirken können, daneben diastatisches Ferment.

Die bisher genannten Verdauungswirkungen im Darme werden

durch antiseptische Mittel nicht verhindert, beruhen also auf (hydrolytischen, p. 16) Enzymen, von denen die des Bauchspeichels isolirbar sind (Danilewski, Paschutin), namentlich das eiweissverdauende Ferment, das Pancreatin oder Trypsin (Kühne). Die Verdauungsvorgänge im Darm vervollständigen die des Speichels und Magensaftes in Bezug auf Stärke, Eiweiss und Leim, und nehmen ausserdem die Fette in Angriff.

Ausserdem aber tritt im Darm, und ebenso bei Verdauungsversuchen mit Pancreassaft oder Pancreassubstanz, noch eine weitergehende faulige Zersetzung von Eiweiss und Leim unter Entwicklung von Fäulnissorganismen auf (Nencki). Dieselbe liefert Indol (Kühne), Scatol (Nencki & Brieger), Phenol (Baumann), flüchtige Fettsäuren, Gase (Wasserstoff, Grubengas, Stickstoff, Kohlensäure) und eine fäcal riechende, noch nicht isolirte Substanz. Diese Fäulniss findet im Darm normal nur in geringem Umfange statt, in weit grösserem, wenn die Galle durch Fisteln oder Gangunterbindung ferngehalten wird, so dass man der Galle eine antiputride Function zuschreibt; ausserdem wirkt jedenfalls die Resorption der Verdauungsproducte beschränkend auf deren weitere Zersetzung.

Die Pancreasfäulniss, welche sich durch Salicylsäure u. dgl. unterdrücken lässt, liefert auch einen durch Chlorwasser violett bis rosenroth sich färbenden Körper, eine Reaction, welche auch die zersetzte Pancreassubstanz giebt (Tiedemann & Gmelin). Als der fäcal riechende Körper wurden irrthümlich Indol und Scatol betrachtet, denen er sehr hartnäckig anhaftet; in reinem Zustande (z. B. aus Indigo, Baeyer) dargestellt, sind diese Körper geruchlos. Aehnliche Zersetzungen wie mit Pancreas erleidet das Eiweiss auch in manchen Käsen, ferner beim Schmelzen mit Kali (künstliche Fäces).

Von anderen Verdauungsvorgängen im Darm sind noch folgende zu erwähnen. Bei Pflanzenfressern wird ein Theil der genossenen Cellulose verdaut (wahrscheinlich in Zucker verwandelt), ebenso die zur Hippursäurebildung führenden Cuticularsubstanzen; auch beim Menschen erscheint die genossene Cellulose nicht vollständig im Darm wieder (Henneberg & Stohmann, Weiske). Das Cellulose verdauende Secret soll der Pancreassaft sein (Schmulewitsch). Rohrzucker wird durch den Darmsaft (Paschutin) in Traubenzucker verwandelt, und die Milchsäurebildung aus Traubenzucker fortgesetzt. Unter abnormen Verhältnissen kommt auch alkoholische, häufiger Buttersäuregährung (vgl. unten, Darmgase) und, besonders bei Pflanzenfressern, eine Grubengas liefernde Gährung vor. Salze mit organischen Säuren werden im Darm ganz oder theilweise in kohlensaure Salze umgewandelt (Magawly). Auch die bei der Fettzersetzung gebildeten Fettsäuren oxydiren sich zum Theil zu flüchtigen Fettsäuren, die zusammen mit dem übelriechenden Product der Pancreasverdauung dem Darminhalt den eigenthümlichen Kothgeruch verleihen. Die gepaarten Gallensäuren werden im Darm vermuthlich durch den pancreatischen Saft hydrolytisch gespalten in Glycin

resp. Taurin, und Cholalsäure, welche zum Theil in Anhydridform (Choloidinsäure, Dyslysin) in den Koth übergeht.

Die Beobachtung der Darmverdauung geschieht, abgesehen von Versuchen mit den Darmsecreten, hauptsächlich durch Benutzung von Darmfisteln am Menschen (liegt die Fistel im Bereich des Dickdarms, so nennt man sie widernatürlichen After), aus welchen man Darminhalt entnehmen und in die man zu verdauende Körper in Tüllsäckchen einführen und wieder herausziehen kann; liegt die Fistel weit unten, so kann man sie zur Injection von Substanzen benutzen, deren Veränderungen am Koth untersucht werden.

Neben den Verdauungsprocessen geht die Resorption im Darme einher, welche die von vorn herein löslichen und die durch die Verdauung resorbirbar gemachten Nährstoffe in die Blut- und Chylusgefässe überführt (Näheres s. unten sub II.). Im Dickdarm scheint sogar keine Verdauung, sondern nur Resorption stattzufinden, hauptsächlich von Wasser. Die fortschreitende Resorption dickt den Darminhalt immer mehr ein, und verwandelt ihn in Koth.

Die peristaltische Darmbewegung besorgt das Durchkneten und die Fortschiebung des Inhaltes; sie ist am Dünndarm bedeutend lebhafter als am Dickdarm, und besteht hauptsächlich in localen ringförmigen Einschnürungen, welche wellenförmig, hauptsächlich in der Richtung zum After, fortschreiten. Dabei verlagern sich die Darmschlingen gegen einander, werden jedoch durch ihre mesenteriale Anheftung an Verschlingung gehindert. Das normale Verhalten der Darmbewegung ist sehr wenig bekannt, weil sie durch die Oeffnung der Bauchhöhle verändert wird. Künstlich erzeugte Einschnürungen (durch mechanischen oder electrischen Reiz) pflanzen sich oft nach beiden Richtungen fort. Die fortschiebende Wirkung auf den Inhalt soll durch eine klappenförmige Anordnung der queren Schleimhautfalten des Dünndarms in richtiger Richtung erhalten werden; sicherer ist, dass die grosse Falte an der Mündung des Dünndarms in das Coecum (die Valvula Bauhini) dem Inhalt den Rücktritt aus letzterem in ersteren versperrt. Die speciellere Bedeutung des Coecums, welches besonders bei Pflanzenfressern zu mächtiger Länge entwickelt ist, ist unbekannt, ebenso die des Wurmanhangs. In den Haustra coli bleibt der Darminhalt lange liegen, und verwandelt sich in Koth.

Die Innervation der peristaltischen Darmbewegung ist in Dunkel gehüllt. Da letztere auch an ausgeschnittenen Darmstücken stattfindet, vermuthet man ihr nächstes Centrum in der Darmwand selbst, welche sowohl in der Submucosa (Plexus submucosus, Meissner) als zwischen der Längs- und Ringmuskelschicht (Plexus myentericus,

Auerbach) gangliöse Geflechte enthält. Die Bewegungen des Dünndarms werden verstärkt durch Reizung des Vagus (nicht constant), des Plexus coeliacus, mesentericus, hypogastricus, des Grenzstrangs und des Rückenmarks, gehemmt durch Reizung des Splanchnicus (Pflüger).

Die Darmbewegungen werden durch Sättigung des Blutes mit Sauerstoff aufgehoben, durch Erstickung und Aortencompression (Schiff) verstärkt und sind wahrscheinlich deshalb unmittelbar nach dem Tode sehr kräftig; der sie auslösende Reiz scheint also ähnlich wie beim Athmungscentrum durch die Venosität des Blutes in den Darmgefässen bedingt zu sein (S. Mayer & v. Basch). Mit zunehmender Temperatur werden sie lebhafter, unterhalb 19° hören sie auf (Horwath).

Der Splanchnicus ist zugleich der vasomotorische Nerv des Darms (p. 65); seine Reizung bewirkt also eine Verminderung des Blutzuflusses, welche möglicherweise die Hemmung der peristaltischen Bewegungen durch Abhaltung von im Blute enthaltenen Reizen erklären könnte (v. Basch); jedoch wirkt schwache Splanchnicusreizung hemmend, ohne die Gefässe zu verengen (van Braam-Houckgeest). Nach dem Tode bewirken Splanchnicus- und Vagusreizung verstärkte Darmbewegung. — Die Wirksamkeit der Vagusreizung wird bestritten, oder von Magencontractionen abgeleitet, welche Mageninhalt in den Darm treiben (van Braam-Houckgeest). — Die Fortleitung der Darmbewegung beruht wahrscheinlich wie beim Ureter auf musculärer Leitung (Engelmann).

Ueber die Zotten und Balgdrüsen des Darms s. unten sub II.

5. Die Excremente und ihre Entleerung.

Der durch die Resorption eingedickte Darminhalt bildet in der Flexura sigmoidea die Excremente (Koth, Faeces). Dieselben bestehen: 1. aus den unverdaulichen, oder wegen zu grosser Menge nicht verdauten Nahrungsresten, z. B. Cellulosegebilde, Muskelfasern, elastische Fasern, Hornsubstanzen (Mundepithel, bei Thieren häufig Haare), Stärkekörner, Fetttropfen; 2. aus den unresorbirbaren Resten der Verdauungssäfte, namentlich Schleim, Gallensäureanhydride (vgl. p. 134 f.), Gallenfarbstoffe, welche den Koth braun oder grünlich färben, Cholesterin, Wasser, Salze; 3. aus im Darm gebildeten Zersetzungsproducten, besonders Indol, Scatol, die oben erwähnte, den Kothgeruch bedingende Substanz, Excretin (Marcet; eine anscheinend dem Cholesterin nahestehende Substanz von unbekanntem Ursprung und zweifelhafter Zusammensetzung), flüchtige Fettsäuren. Die Reaction ist meist sauer, oft neutral oder alkalisch; die Menge in 24 Stunden beträgt im Mittel 130 grm.

Die Darmgase bestehen am Ende des Dickdarms aus Stickstoff, Kohlensäure (vgl. p. 78), Wasserstoff, Grubengas (vgl. p. 134) und Spuren von Schwefelwasserstoff.

Der Koth scheint erst kurz vor der Entleerung in den Mastdarm einzutreten und dadurch den Stuhldrang zu bewirken. Er wird dann durch den Tonus des glatten Sphincter ani internus und des quergestreiften Sphincter externus, sowie durch den ebenfalls das Rectum umschlingenden Levator ani zurückgehalten (Henle, Budge). Die Entleerung (Defaecation) geschieht in meist 24stündigen Intervallen, unter Erschlaffung der Sphincteren und Contraction der Mastdarmmusculatur; die Bauchpresse (p. 87) wirkt unterstützend, ebenso die Contraction des Levator ani, welche den Mastdarm comprimirt, und durch Anspannung der Fascia pelvis der Bauchpresse einen Widerhalt giebt.

Der Verschluss und die Entleerung des Mastdarms sind reflectorische Acte, welche im Lendenmark (s. d.) ihr Centrum haben, aber durch den Willen wesentlich modificirt werden. Nach Isolirung des Lendenmarks vom übrigen Centralnervensystem treten beim Hunde rhythmische Sphinctercontractionen ein (Goltz).

Die Abführmittel wirken nach den Einen (Moreau) durch gesteigerte Secretion von Flüssigkeiten in den Darm, nach Andern (Thiry, Radziejewski) durch beschleunigte peristaltische Bewegung. Die salinischen Abführmittel, deren Wirksamkeit von ihrem endosmotischen Aequivalent abhängt (Buchheim), und welche umgekehrt Verstopfung machen wenn sie in die Gefässe injicirt werden (Aubert), wirken hauptsächlich durch Retention von Wasser im Darm (Buchheim).

6. Natur und Bedeutung der chemischen Verdauungsprocesse.

Die Zerkleinerung, Emulgirung (bei Fetten) und Auflösung der Nährstoffe sind unverkennbar Vorbereitungen für deren Aufnahme in die Säfte; ebenso deutlich ist die gleiche Bedeutung der chemischen Umsetzungen bei der Verdauung, denn sie verwandeln unlösliche in lösliche, schwer diffundirende in leicht diffundirende Substanzen.

Der chemische Character aller digestiven Umsetzungen ist die hydrolytische Spaltung (Hermann, vgl. p. 16), so dass sich die Wirkung aller Verdauungsfermente durch anhaltendes Kochen mit Mineralsäuren ersetzen lässt. Höchstwahrscheinlich erfüllen diese Spaltungen zwei Aufgaben (Hermann): erstens Verkleinerung der Molecüle, wodurch im Allgemeinen Löslichkeit und Diffundirvermögen gefördert werden; zweitens Sortirung gewisser Ingredientien für die Assimilation (vgl. sub III.).

II. Die Aufsaugung (Resorption).

1. Die Aufsaugung der Digestionsschleimhaut.

Die gelösten und verdauten Nahrungsbestandtheile werden von der Wand des Magens und des Darmes aufgenommen und gehen theils in die Blut-, theils in die Lymph- (Chylus-) Gefässe derselben über. Durch Reichthum an beiderlei Gefässen, ferner durch besondere anatomische Einrichtungen, ist die Darmwand specifisch für die Aufsaugung eingerichtet. Die letzteren bestehen: 1. in einer beträchtlichen Vergrösserung der aufsaugenden Fläche, durch Ausstülpungen, die Dünndarmzotten, 2. einer eigenthümlichen Beschaffenheit des Darmepithels, 3. grossem Reichthum an sogenannter adenoider Substanz in verschiedenen Formationen.

Das Speciellere s. in den anatomischen und histologischen Lehrbüchern. Hier ist nur zu erwähnen, dass die an Flimmerzellen erinnernde pallisadenförmige Structur des Basalsaums der Zottenepithelien sehr allgemein als ein den Durchtritt emulgirter Fette begünstigendes Moment betrachtet wird; in der Tiefe stehen nach Einigen diese Zellen durch Ausläufer mit dem Saftcanälchensystem des Bindegewebes in Zusammenhang, welches den Ursprung der Lymph- oder Chylusgefässe darstellt (s. unten). Die Becherzellen sind nur schleimig metamorphosirte Epithelzustände (vgl. p. 109). — Die adenoide Substanz (s. p. 141) ist in dem Zottengewebe stark vertreten, und bildet ausserdem in der Schleimhaut des ganzen Verdauungscanals folliculäre Anhäufungen (Balgdrüsen des Mundes und Rachens, Tonsillen; solitäre Follikel und Peyer'sche Haufen des Dünndarms).

Die Aufsaugung in die Blutgefässe kann anscheinend nur durch Diffusion (Endosmose) erfolgen, deren Bedingungen, — ungleiche Flüssigkeiten, getrennt durch poröse Membranen (Zellen und Capillarwände) — hier verwirklicht scheinen. Man schreibt daher nur die Resorption diffundirfähiger Stoffe, wie Wasser, Salze, Zucker, Glycerin, Seifen, Peptone, den Blutgefässen des Magens und Darmes zu. Bemerkenswerth ist, dass die von den Blutgefässen resorbirten Stoffe zunächst durch die Pfortader in die Leber gelangen. Der wirkliche Nachweis der Resorption in die Blutgefässe ist bei Giften durch ihre schnelle Verbreitung im Gesammtkörper, beim Zucker und Glycerin durch ihre Einwirkung auf die Leber und Abhängigkeit derselben von der Einführung in den Darm (vgl. unten sub III.) geführt, bei Peptonen nicht mit Sicherheit.

Die Aufsaugung in die Lymphgefässe (Chylusgefässe) ist dagegen auch für stark colloide (Eiweiss) und für unlösliche, aber fein vertheilte Stoffe (Fettemulsion) möglich; letzteres zeigt der milchweisse Inhalt der Chylusgefässe des Mesenteriums und die Erfüllung

der ganzen Darmwand und ihrer Zotten, namentlich aber der Epithelien und der Lymphräume, mit Fetttröpfchen während der Verdauung. Dies Eindringen wird durch den directen Zusammenhang zwischen Chylusgefässen und Darmlumen mittels der Saftcanälchen und der Epithelzellen verständlich. Unklar sind aber die Kräfte, welche diesen Uebergang bewirken. Filtration durch hohen Druck im Darmlumen ist sehr unwahrscheinlich, Capillarattraction der feinen Röhren und Spalten würde nur für einmalige Füllung ausreichen. Wahrscheinlich findet aber eine regelmässige Entleerung nach den weiteren Räumen hin statt, besonders durch Contraction der mit longitudinalen glatten Muskeln versehenen Zotten (Brücke). Die Galle soll diese Contractionen anregen (Schiff), ausserdem aber wirkt sie physicalisch fördernd auf das Eindringen der Fette, indem sie als seifenartige Flüssigkeit die Imbibition von Fetten in wässrig durchtränkte poröse Gewebe erleichtert (v. Wistinghausen).

Das Verständniss der Resorption im Darm, selbst der durch die Blutgefässe, ist hiernach sehr unvollkommen; denn selbst für die endosmotische Aufnahme des Wassers, Zuckers etc. sind die Bedingungen nicht klar nachweisbar. Möglich dass, ähnlich wie bei der Secretion, Zellen eine bisher nicht geahnte Hauptrolle spielen (vgl. auch unten sub 3). Der Chylusresorption müssen natürlich auch die von den Blutgefässen aufnehmbaren Stoffe theilweise anheimfallen. Die Unklarheit wird dadurch vermehrt, dass man nicht weiss, in welchem Umfange das Eiweiss peptonisirt wird (p. 131), und ob die vorgefasste Meinung, dass unpeptonisirtes Eiweiss den Blutgefässen unzugänglich sei, richtig ist.

Die oben genannten Leistungen der Galle für die Fettresorption, sowie die bei der Verdauung angeführte pepsinfällende (p. 133) und antiputride Wirkung (p. 134) sind Alles, was über die Bedeutung dieses Secretes ermittelt werden konnte; bei der Mannigfaltigkeit und geringen Sicherheit dieser Angaben ist es möglich, dass die Hauptbedeutung noch unbekannt ist. Thiere mit Gallenfisteln, welche am Auflecken der Galle verhindert werden, zeigen ausser ungefärbtem und faulig stinkendem Koth auch noch eine mangelhafte Fettresorption und starke Gefrässigkeit und Abmagerung. Aus letzterem, sowie aus dem Einfluss der Galleninjectionen auf die Gallenabsonderung (p. 106), folgern Einige, dass ein grosser Theil der Galle zur Resorption und Wiederabscheidung in der Leber bestimmt sei; ein andrer Theil geht sicher in den Koth über (p. 136).

2. Die Aufsaugung andrer Schleimhäute und der Haut.

Die Conjunctiva, Respirationsschleimhaut und andre Schleimhäute bekunden ihre Resorptionsfähigkeit namentlich durch die Vermittlung der Wirkung auf sie aufgetragener Gifte. Specifische Vorkehrungen wie beim Darm fehlen hier, wie denn diese Resorptionen kaum physiologische Bedeutung haben. Die Resorptionsfähigkeit der Blase ist zweifelhaft (p. 117).

Auch die Haut ist nicht zur Aufsaugung bestimmt, und nur in sehr geringem Grade dazu fähig, besonders wegen der Mächtigkeit und Trockenheit der Epidermis; indess ist die Resorptionsfähigkeit für wässrige Lösungen (Bäder) und Salbenbestandtheile unzweifelhaft erwiesen. Durch Einreibung können sogar ungelöste Stoffe, z. B. die Quecksilbertröpfchen der grauen Salbe, zur Aufsaugung gebracht werden, offenbar durch mechanisches Eintreiben in tieferliegende Spalträume (s. unten).

3. Die Aufsaugung der Höhlen und Spalträume.

Lösliche Substanzen, welche mit Wundflächen oder der von der Epidermis befreiten Cutis in Berührung gebracht, oder in die Pleura-, Peritonalhöhle oder in die Spalträume des subcutanen Bindegewebes, oder in die subcutanen Lymphräume des Frosches injicirt werden, gehen schnell in den Kreislauf über. Die Wandungen aller genannten Gebilde sind mit Blutgefässcapillaren versehen, welche (durch Diffusion, s. oben) aufsaugend wirken. Da aber die genannten Hohlräume sämmtlich mit Lymphgefässen direct communiciren, deren Endothel sich in sie hinein verfolgen lässt (v. Recklinghausen), so können die eingeführten Substanzen auch in den Lymphstrom gelangen, welcher sie, freilich ungleich langsamer, in das Blut überführt. Dieser Weg ist aber auch ungelösten Partikelchen, wie Fetttropfen, Lymphzellen, Farbstoffkörnern, und vor Allem den alle diese Räume erfüllenden eiweisshaltigen Flüssigkeiten zugänglich, welche als Parenchymsäfte, Höhlenflüssigkeiten, oder mit ebensoviel Recht schon als Lymphe bezeichnet werden. Der Abfluss dieser Flüssigkeiten in die Lymphgefässe ist direct nachweisbar, besonders durch die Vermehrung des Lymphstromes nach vermehrter Bildung von Parenchymsaft, sog. Oedem (Ludwig); Farbstoffe, welche durch Tättowiren in das subcutane Bindegewebe gelangt sind, finden sich in den nächstgelegenen Lymphdrüsen wieder. Die Lymphgefässe können demnach als Regulatoren des Gewebsturgor bezeichnet werden.

Auch für die Höhlen- und Spaltraumresorption durch die Blutgefässe ist die rein endosmotische Erklärung vielleicht nicht ausreichend, da bei Fröschen nach Aufhebung des Blutkreislaufs noch eine Resorption beobachtet wird, welche jedoch nach Abtrennung der Nerven oder Zerstörung des Rückenmarks aufhört, so dass ein directer Nerveneinfluss behauptet wird (Goltz, Lautenbach); diese Thatsachen bedürfen weiterer Untersuchung.

III. Die Lymph- und Blutbildung.

1. Die Lymphe und der Chylus und deren Bewegung.

Die Lymphe, wie man sie aus grösseren Lymphgefässen gewinnt, am reichlichsten bei passiver Bewegung oder Kneten des betr. Körpertheils, ist eine farblose oder gelblichweisse Flüssigkeit, welche aus einem farblosen Plasma und darin suspendirten Zellen, den Lymphkörperchen besteht; daneben finden sich feine Fetttröpfchen und Kerne. Die Lymphkörperchen gleichen völlig den farblosen Blutkörperchen, und sind contractil. Die Lymphe gerinnt wie das Blut, nur langsamer; sie bildet einen Lymphkuchen und presst ein Lymphserum aus; sie enthält also die Fibringeneratoren und bildet das Ferment (p. 40), jedoch weniger als das Blut, so dass Zusatz von Blut die Gerinnung beschleunigt. Die übrigen Bestandtheile sind, ausser dem fehlenden Farbstoff, ganz die des Blutes, also Wasser, Salze, Albuminate, Lecithin, Fette, Zucker, Harnstoff, Extractivstoffe und Gase (fast nur Kohlensäure, Hammarsten).

Der Chylus oder die Darmlymphe ist schwer rein zu gewinnen, weil er sich in der Cysterna chyli und im Ductus thoracicus mit Lymphe mengt. Er unterscheidet sich von der Lymphe nur durch seinen hohen Fettgehalt während der Verdauung, der ihm ein milchweisses Aussehen giebt; das Fett bildet theils einzelne, theils gehäufte Tröpfchen, grösser als die der Lymphe; ferner wird es von den contractilen Lymphkörperchen in deren Protoplasma aufgenommen.

Der Ursprung des Chylus und der Lymphe ist, was die flüssigen Bestandtheile betrifft, bereits angegeben. Man muss annehmen, dass die in den Spalträumen aller Gewebe und in den Saftcanälchen des Bindegewebes und Knochens enthaltene Parenchymflüssigkeit, welche aus dem Blute stammt, in beständiger, langsamer Erneuerung begriffen ist, indem sie in die Lymphgefässe abfliesst; in den Spalträumen der Darmschleimhaut mischt sich während der Verdauung die resorbirte Substanz hinzu. Die näheren Bedingungen jener Erneuerung sind noch so gut wie unbekannt. Die Zellen der Lymphe und des Chylus stammen ebenfalls aus jenem Spaltraumsystem, namentlich da wo es sich zu dem adenoiden oder areolären Gewebe entwickelt; hier ist die Grundsubstanz zu einem feinen Reticulum reducirt, und die Spalträume zu dem schwammigen Hohlraumsystem desselben, welches ganz und gar mit einem Lager von Lymphzellen erfüllt ist. Ausser den schon p. 138 genannten zerstreuten areolären Formationen

kommen grössere Anhäufungen in den Alveolen der Lymphdrüsen vor. Der Lymphstrom, welcher diese Räume langsam durchsetzt, nimmt Zellen mit, während anscheinend durch Theilung ein Ersatz solcher stattfindet. Ausserdem findet ein nicht näher bekannter Verkehr mit dem Blute der die Zellenlager durchflechtenden Capillaren statt.

Die Bewegung der Lymphflüssigkeiten zum Blute hin geschieht unter geringem Druck (Noll) und sehr langsam, besonders wegen des bedeutenden Widerstandes, den die Lymphdrüsen bieten müssen. Die Kräfte, welche die Bewegung unterhalten, kann man nur vermuthen; wahrscheinlich sind es: 1. das einfache Nachrücken des neu gebildeten Parenchymsafts, resp. der aufgesogenen Flüssigkeiten; 2. Contraction der die Lymphgefässe umgebenden Körpermuskeln, die wegen der zahlreichen Klappen derselben den Inhalt, ganz wie den der Venen, nach der Mündung zu auspressen; 3. die Aspiration des Thorax, da die Mündungen der Hauptstämme, und ausserdem der grösste Theil des Ductus thoracicus, innerhalb der Brusthöhle liegen.

Besondere Lymphherzen finden sich bei manchen Fischen (Caudalherz des Aales), Amphibien (beim Frosch 2 axilläre und 2 coccygeale) und einigen Vögeln (Struthionen). Ihre Pulsationen sind selbstständig, werden aber vom Rückenmark durch erregende und Hemmungsfasern regulirt. Beim Meerschweinchen hat man an den Lymphgefässen des Mesenteriums rhythmische Contractionen der durch die Klappen getrennten Abschnitte, mit regelmässigem Fortschreiten nach den Stämmen hin, also einen herzartigen Mechanismus, beobachtet (A. Heller).

2. Die Blutbildung.

Der chemische Bestand des Blutes unterliegt durch Absonderung und Aufsaugung einem unaufhörlichen Wechsel, der aber im Speciellen noch so gut wie unbekannt ist. Namentlich sind noch die Umstände unverständlich, welche trotz dieses Wechsels eine so grosse Constanz der Zusammensetzung und Menge des Blutes sichern. In letzterer Beziehung kann allenfalls auf den Einfluss der Wasserresorption auf die Wasserausscheidung durch Harn und Schweiss verwiesen werden (p. 114 und 118).

Aber auch die Blutkörperchen werden ohne Zweifel fortwährend erneuert. Vor Allem ist erwiesen, dass mit der Lymphe beständig grosse Mengen farbloser Zellen in das Blut einströmen. Andrerseits bildet die Entstehung des Gallen- und Harnfarbstoffs ein Anzeichen des Unterganges rother Blutkörperchen. Die erstere Thatsache erweckt die Frage nach dem Schicksal der farblosen Blutkörper, welche noth-

wendig in entsprechender Zahl untergehen oder eine andre Gestalt annehmen müssen, die letztere fordert eine Neubildung rother Blutkörper.

Am einfachsten erledigen sich diese Fragen, wenn die Ansicht richtig ist, dass die farblosen Körper sich selbst in rothe verwandeln. Dieser Uebergang ist aber nur im Froschblut direct beobachtet, welches auch die hier spindelförmigen Zwischenformen regelmässig enthält (v. Recklinghausen). Bei höheren Thieren ist der Uebergang nie mit Sicherheit constatirt, so wahrscheinlich er auch ist. Auch der Untergang der rothen Zellen bedarf noch näherer Feststellung.

Eine besondere Beziehung zur Regeneration der Blutkörperchen wird den folgenden Organen zugeschrieben.

1. Die *Milz,* ein grosses, drüsiges Organ ohne Ausführungsgang, besitzt (vgl. die anatomischen Werke) in ihrer Pulpa ein von farblosen Zellen erfülltes adenoides Gewebe (s. oben), in welches nach vielen Autoren die Blutgefässe direct einmünden, so dass nothwendig der Blutstrom farblose Zellen mitnehmen müsste, was sich durch den Reichthum des Milzvenenblutes an solchen (p. 40) bestätigt. Zugleich sollen rothe Blutkörperchen zurückgehalten und in noch aufzuklärender Weise zerstört werden. Im Milzvenenblute sollen auch Uebergangsstufen, noch kernhaltige „junge“ rothe Blutkörperchen, vorkommen (Funke), eine Deutung die aber nicht mit Sicherheit begründet ist.

Der obigen Ansicht steht eine andere gegenüber, nach welcher die Blutgefässe durchaus in sich abgeschlossen sind, so dass die Milz, auch abgesehen von den Malpighi'schen Bläschen, welche nichts Anderes als Lymphfollikel sind, sich durchaus den Lymphdrüsen anreihen würde. Noch viel dunkler als die Anatomie ist die Physiologie der Milz. Sicher festgestellt ist nur ihre auf den glatten Muskelfasern der die Arterien tragenden Balken beruhende starke Contractilität, welche sich in jeder Beziehung wie die gewöhnlicher Arterien verhält. So verkleinert sich die Milz durch Kälte, Erstickung (Bulgak, Botkin, Mosler), sowie durch Reizung der Milznerven (linker Splanchnicus und Plexus lienalis, Jaschkowitz), und vergrössert sich auf Durchschneidung derselben. Die chemische Untersuchung ergiebt in der sauer reagirenden Pulpa die Anwesenheit zahlreicher Zersetzungsproducte des Eiweisses und anscheinend des Hämoglobins, z. B. Harnsäure, Hypoxanthin, Xanthin, Leucin, Tyrosin, Inosit, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure), Milchsäure; ferner zahlreiche Pigmente, ein eisenhaltiges Albuminat, und überhaupt auffallend viel Eisenverbindungen (zuweilen sogar freies Eisenoxyd, Nasse); diese Stoffe sollen von den untergegangenen rothen Blutkörpern herrühren. Die „blutkörperhaltigen Zellen“ sind zu inconstante Gebilde um sie bei der vor-

liegenden Frage zu berücksichtigen. — Exstirpation der Milz macht keine handgreiflichen Störungen.

2. Das *Knochenmark* enthält ebenfalls ein areoläres Gewebe, welches sogar ähnlich dem der Milz wandungslose Blutbahnen besitzen soll, und in welchem Uebergangsstufen zwischen farblosen und rothen Körperchen und namentlich kernhaltige rothe Gebilde (Hämatoblasten, Rindfleisch) vorkommen, so dass ihm dieselben bluterneuernden Functionen wie der Milz zugeschrieben werden (Neumann, Bizzozero).

Hier ist der Ort, über einige andere Drüsen ohne Ausführungsgang einige Daten zu geben. Die Thymusdrüse, ein embryonales, nach der Geburt langsam abnehmendes, erst spät ganz verschwindendes Organ, scheint nach den neuesten Forschungen Alveolen zu enthalten, die den Lymphalveolen und Follikeln völlig entsprechen: ausserdem enthält sie degenerative Bestandtheile (Fettzellen, Amyloidkörper u. s. w.). Jene Structur und ihre zahlreichen Lymphgefässe lassen in ihr ein lymphdrüsenähnliches Organ vermuthen. — Auch in der Schilddrüse werden von Einigen (Jendrassik, für den Frosch Toldt) lymphalveoläre Gebilde als normale Bestandtheile, die daneben vorkommenden mit colloiden Massen und Krystallen unbekannter Natur erfüllten Cysten dagegen als Degeneration angesehen, während Andere mit Flüssigkeit gefüllte und mit Epithel ausgekleidete Blasen für die normalen Bestandtheile halten. — Auch die Nebennieren haben areoläres Gewebe, dessen Zellen von Einigen mit Nervenzellen verglichen oder geradezu identificirt werden. Ueber die Function ist Nichts bekannt; wegen des Reichthums an Nervenfasern und den eben erwähnten Zellen halten sie Einige für eine Art von sympathischem Ganglion, Andere bringen sie mit der Erzeugung von Farbstoffen in Verbindung; bei einer gewissen Pigmentanomalie der Haut („Bronzed skin") sollen die Nebennieren erkrankt sein (Addison), aus ihrer Substanz lässt sich ein violetter Farbstoff darstellen (Holm).

Nach der hier kurz entwickelten, noch sehr wenig sichergestellten Ansicht würden demnach die rothen Blutkörperchen in letzter Instanz aus den farblosen Elementen des Bindegewebes sowie der areolären Gebilde, Follikel, Lymphdrüsen, Knochenmark, Milz u. s. w. hervorgehen, welche in beständiger Neubildung begriffen sind; den Grundstock der letzteren sollen nach Einigen die mehr festliegenden Zellen in den Knotenpuncten der Saftcanälchen und im Reticulum bilden. Bei den zahlreichen Quellen der Blutelemente ist es begreiflich, dass Exstirpation einzelner keine erheblichen Folgen hat, sondern durch Mehrleistung anderer ersetzt wird. Bemerkenswerth ist, dass die Leukämie, eine pathologische Vermehrung der farblosen Blutkörperchen, von Schwellung der Milz, der Lymphdrüsen oder des Knochenmarks begleitet ist.

Jener Ansicht über die Entstehung der rothen Blutkörperchen steht eine andere gegenüber, nach welcher dieselben nicht aus farb-

losen, sondern direct entstehen, und zwar in ähnlicher Weise wie im Embryo (vgl. den 4. Abschnitt) in Zellen, welche gleichzeitig Gefässwände liefern. Solche „vasoformative Zellen“ sind im Netz und im subcutanen Gewebe beobachtet (Ranvier, Schäfer); es sind Zellen mit Ausläufern, welche im Innern mit kernlosen rothen Blutkörpern erfüllt sind, dann mit bestehenden Gefässen sich verbinden, deren Blut die neuen Zellen wegschwemmt. Vermuthlich hat aber dieser mit Neubildung von Gefässen verbundene Process nur accessorische Bedeutung gegenüber dem oben besprochenen. Auch der Leber, welche in der Embryonalzeit an der Blutkörperbildung wesentlich Theil nimmt, wird ausser der Zerstörung von Blutkörperchen (Bildung von Gallenfarbstoff) auch eine beständige Erzeugung solcher von Einigen zugeschrieben.

Die ganze Blutbildung ist also noch sehr in Dunkel gehüllt.

3. Die Assimilation.

Assimilation nennt man die Verwandlung der aus der Nahrung dem Blute direct oder indirect zugeführten Substanzen in die verschiedenen chemischen Körperbestandtheile. Die meisten der letzteren können gar nicht als solche mit der Nahrung zugeführt werden, weil sie unresorbirbar sind oder durch die Verdauung zerstört werden müssten, z. B. das Hämoglobin und die wesentlichen Bestandtheile des contractilen Protoplasma. Andrerseits finden sich gewisse Verdauungsproducte, z. B. die Peptone, in den Säften und Geweben nicht wieder, so dass ein Uebergang in andere Bestandtheile anzunehmen ist.

Da die wichtigsten Körperbestandtheile eine viel complicirtere Zusammensetzung haben, als die Nahrungsstoffe, aus welchen sie entstehen (vgl. p. 10, 32), so müssen nothwendig viele, wenn nicht alle, assimilatorischen Processe den Character der Synthese haben (Hermann). Jedoch ist es nicht wahrscheinlich, dass das synthetische Vermögen des Organismus über die hydrolytische Synthese (p. 16) hinausgeht, so dass es also von dem pflanzlichen wesentlich verschieden ist. Der Ort der thierischen Synthesen sind in erster Linie die Zellen und sonstigen Gewebsbestandtheile der Organe selbst, welche die Stoffe brauchen; denn im Blute finden sich die characteristischen gewebsbildenden Stoffe nicht vor. Gewisse Vorstufen der Synthese aber, welchen zunächst die Verdauungsproducte unterliegen, mögen schon in Chylus und Blut, besonders aber in demjenigen Organe, welchem das Blut die im Digestionscanal resorbirten Stoffe zunächst zuführt, in der Leber ihren Verlauf nehmen.

Zu den genannten Vorstufen der Assimilation kann man rechnen: 1. die Zurückverwandlung des Peptons in Eiweiss. Eine solche muss angenommen werden, weil Peptone weder in den Säften und Geweben (Lehmann, Hoppe-Seyler, de Bary) noch im Harn (Fede) nachzuweisen sind; und andrerseits gegen Verbrennung des Peptons der Umstand spricht, dass Thiere mit Pepton statt Eiweiss ernährt werden können (Plósz, Maly); 2. die Zurückverwandlung der Fettspaltungsproducte in Fette; sie wird angenommen, weil nach Fütterung mit Seifen, die den Fettsäuren der letzteren entsprechenden Glyceride im Körper gefunden werden (Radziejewski); 3. die Verwandlung von Zucker in ein Anhydrid, das Glycogen, in der Leber; hierüber s. unten. Alle diese Vorgänge sind hydrolytische Synthesen. Ueber die höheren Synthesen der Gewebe ist nichts Näheres bekannt (vgl. die Muskelphysiologie).

Die hydrolytischen Spaltungen der Verdauungsprocesse (p. 137) können möglicherweise ausser der schon angegebenen auch die Bedeutung haben, für die Assimilation aus den halbzerstörten oder fragmentarischen Bestandtheilen früherer Organismen, wie sie die Nahrung enthält, eine assimilatorische Neubildung zu ermöglichen; etwa wie ein Buch nur aus den zerlegten und sortirten Buchstaben eines andern, nicht aber aus dessen Wörtern oder Sätzen gesetzt werden kann (Hermann).

4. Die Glycogenie der Leber.

Die hier folgenden Thatsachen stehen bis jetzt im physiologischen Lehrgebäude ziemlich vereinzelt. Dass sie an dieser Stelle eingereiht werden, hat nur darin seinen Grund, dass eine, jedoch nicht unbestrittene Auffassung sie mit der Assimilation der Kohlehydrate in Zusammenhang bringt.

a. Der Zucker- und Glycogengehalt der Leber und andrer Gewebe.

Die Leber gesunder Thiere giebt an Wasser Traubenzucker ab (Bernard). Beim Liegen ausgeschnittener Lebern nimmt deren Zuckergehalt beständig zu, die Leber enthält also eine zuckerbildende Substanz. Diese, das Glycogen (p. 18), lässt sich aus frischen Lebern durch Fällung des Wasserextractes mit Alkohol isoliren (Bernard, Hensen); sie wandelt sich durch diastatische Fermente leicht in Dextrin und Zucker um, und die ausgeschnittene Leber enthält selbst ein solches Ferment.

Das Glycogen ist ferner in sehr vielen anderen Geweben als regelmässiger Bestandtheil gefunden worden, so in den Muskeln

(Mac-Donnell, O. Nasse; auch bei niederen Thieren, Foster), vielen Drüsen, und in allen Theilen des Embryo (Bernard).

Bei jungen Thieren sind die Gewebe ebenfalls noch reich an Glycogen; ferner schliesst sich dem embryonalen Glycogengehalt derjenige pathologischer Neubildungen (Kühne) und des Eiters (Salomon) an. Zuckerbildende (glycogene) Substanzen, die dem Glycogen der Leber mehr oder weniger nahe stehen, finden sich auch im Gehirn (Jaffé), in den Muskeln (Dextrin, Limpricht), in vielen Drüsen (Kühne, Brücke), im Blut (Brücke) u. s. w.

Eine noch nicht entschiedene Frage ist es, ob die Leber auch während des Lebens Zucker bilde. In der ganz frischen, dem eben getödteten Thiere entnommenen Leber haben die Einen (Bernard u. A.) geringe, aber deutliche Zuckermengen gefunden, die Andern (Pavy u. A.) keine Spur. Für eine Zuckerbildung in der Leber während des Lebens spricht ferner der Zuckergehalt des Blutes (nach zahlreichen Bestimmungen zwischen 0,05 und 0,1 pCt.); ferner der Umstand, dass das Lebervenenblut (bei stärke- und zuckerfreier Kost) reicher an Zucker ist, als das Pfortaderblut (Bernard); diese beständige Abfuhr von Zucker liesse sich mit sehr geringem Zuckergehalt oder selbst mit Zuckermangel der Leber vereinigen; indess ist auch dieser Befund und überhaupt der Zuckergehalt des Blutes, insbesondere des Lebervenenblutes, bestritten worden (Pavy u. A.). Diejenigen, welche keine Zuckerbildung in der lebenden Leber annehmen, bestreiten entweder das Vorhandensein des zuckerbildenden Fermentes, das sich erst nach dem Tode oder unter pathologischen Bedingungen (s. unten, Diabetes) bilde (Schiff), oder nehmen an, dass das vorhandene Ferment (durch eine Art Hemmungswirkung von Seiten des Nervensystems) an seiner Wirkung während des Lebens gehindert sei (Pavy).

Diastatische Fermente finden sich zwar in fast allen Geweben und im Blute (v. Wittich, Lépine), doch wird ihre Präexistenz bestritten. Blut wirkt nicht auf Glycogen, wenn nicht dessen Blutkörperchen (durch Wasser, Aether etc.) bei Gegenwart des Glycogens zerstört werden, so dass wahrscheinlich die Blutkörper im Augenblick ihrer Zerstörung das Ferment entwickeln (Plósz, Tiegel). Bemerkenswerth ist hierbei, dass in der Leber wahrscheinlich fortwährend Blutkörper zerstört werden (vgl. p. 145).

b. Herkunft und Schicksal des Glycogens.

Der Glycogengehalt der Leber ist sehr von der Nahrung abhängig; er ist um so stärker, je reicher dieselbe an Kohlehydraten ist (Pavy). Bei hungernden Warmblütern schwindet das Glycogen in wenigen Tagen, und erscheint sofort wieder reichlich

nach Zuckerinjection in den Darm (Hermann & Dock). Ebenso wirken Rohrzucker, Milchzucker und Fruchtzucker, welcher letztere, obwohl linksdrehend, rechtsdrehendes Glycogen liefert (Luchsinger), dagegen nicht Mannit (Luchsinger) und Inosit (Külz). Zu den Glycogenanhäufung machenden Substanzen gehören ferner Glycerin (Weiss), Leim (Woroschiloff); vom Eiweiss existiren neben vielen negativen auch positive Angaben. Von diesen Substanzen könnten die meisten wegen ihrer Verwandtschaft mit Zucker (Kohlehydrate, Glycerin) oder ihrer Glucosidnatur (Leim) direct sich in Glycogen verwandeln; die Glycogenbildung könnte dann als assimilatorischer Act betrachtet werden, welcher den Nahrungszucker fixirt und in eine für andre Zwecke des Organismus verwendbare Form überführt. — Gegen diese Anschauung wird hauptsächlich die (zweifelhafte) Glycogenbildung aus Eiweiss angeführt, und behauptet, dass das Glycogen ein normales Umsatzproduct des Eiweisses im Organismus sei.

Ebenso zweifelhaft ist das Schicksal des Leberglycogens. Nach der älteren Anschauung (Bernard) sollte es in Zucker übergehen, und dieser im Blute verbrannt oder durch den Harn ausgeschieden werden (vgl. auch unten, Diabetes). Seitdem man umgekehrt die Entstehung des Glycogens aus Zucker ins Auge gefasst hat, sind andere Verwendungen des ersteren vermuthet worden, z. B. Verwandlung in Fett, Ueberführung in die Muskeln und functioneller Verbrauch daselbst u. dgl. Es fehlt durchaus an experimentellen Feststellungen.

Die Ueberführung von Zucker in Glycogen wäre eine hydrolytische Synthese (vgl. p. 145). Betrachtet man die Eiweissstoffe als Quelle des Gycogens, so muss man den glycogenbildenden Einfluss der Kohlehydrate auf Umwegen erklären, z. B. durch eine conservirende Wirkung auf das aus Eiweiss entstehende Glycogen; Manche nehmen an, dass letzteres der Oxydation anheimfalle, wenn nicht andere leicht oxydirbare Substanzen, wie Kohlehydrate, Glycerin, dem Körper zugeführt werden (Weiss). Allein einerseits ist die leichte Verbrennlichkeit des Zuckers im Organismus durchaus streitig, andrerseits wirken nicht alle leicht oxydirbaren Substanzen Glycogen ansetzend (z. B. nicht das milchsaure Natron, Luchsinger). Glycerin und Zucker machen nur dann Glycogenansatz, wenn sie der Leber direct durch die Pfortader zugeführt werden; in andere Gefässgebiete gebracht gehen sie in den Harn über (Luchsinger, Schöpffer). Sollte also auch Glycogen aus Eiweiss entstehen können, so ist doch daneben eine directe Bildung aus Zucker höchst wahrscheinlich.

c. Der Diabetes.

Während der Zuckergehalt des normalen Harns gering und zweifelhaft ist, giebt es eine Krankheit, bei welcher der Harn 4—12 pCt.

Zucker enthält, und wegen zugleich stark vermehrter Harnmenge bis über 300 grm. in 24 Stunden ausführt, der Diabetes oder die Zuckerruhr.

Künstlich wird dieser Zustand auf einige Stunden erzeugt durch den Zuckerstich (Piqûre), eine mediane Verletzung am Boden des vierten Ventrikels, etwa in der Mitte zwischen Acusticus- und Vagusursprung (Bernard); weiter nach vorn macht die Verletzung nur Polyurie ohne Zuckerausscheidung (Diabetes insipidus), weiter nach hinten Zuckerharn ohne Polyurie. Ausserdem sind diabetische Zustände beobachtet bei Reizung des centralen Vagusendes (Bernard, Eckhard), nach Durchschneidung der vasomotorischen Bahnen der Leber (Schiff, Cyon & Aladoff), besonders der Splanchnici (v. Gräfe, Eckhard, übrigens nicht constant), bei gewissen Vergiftungen (Curare, Amylnitrit), endlich bei Einflössung sehr verdünnter Salzlösungen in die Blutgefässe (Bock & Hofmann).

Die diabetische Zuckerausscheidung ist, ähnlich wie der Glycogengehalt der Leber, sehr von der Nahrung abhängig; sie schwindet fast vollkommen, wenn letztere von Kohlehydraten frei ist (Pavy). Der Zuckerstich (und ebenso die Curarevergiftung) macht bei glycogenlosen Hungerthieren keine Zuckerausscheidung, dagegen tritt solche auf Zuckerzufuhr ein, während der Glycogenansatz in der Leber verhindert ist und bestehender Glycogengehalt durch den Zuckerstich verschwindet (Hermann & Dock, Luchsinger). Die nächstliegende Deutung des Diabetes ist also die Annahme einer Veränderung der Leber, durch welche deren Fähigkeit Zucker durch Umwandlung in Glycogen festzuhalten verloren geht, und schon vorhandenes Glycogen sich in Zucker verwandelt.

Die Veränderung der Leber wird meist auf blosse Gefässerweiterung zurückgeführt (Bernard, Schiff) und die Zuckerstichstelle mit Bezirken des Gefässcentrums identificirt. Zweifelhaft ist, ob die Erweiterung auf Lähmung verengernder oder Reizung erweiternder Nerven beruht; beides scheint nach den obigen Versuchen vorzukommen. Die gleichzeitige Vermehrung der Harnmenge wird auf Gefässerweiterung der Nieren zurückgeführt, deren Eintritt von der Lage des Stiches abhängt (s. oben). Die Wirkung der Gefässerweiterung könnte darauf beruhen, dass das Blut so rasch die Leber durchströmt, dass der Zucker nicht zur Umwandlung in Glycogen Zeit findet (Luchsinger); doch reicht diese Annahme wegen des Verschwindens vorhandenen Glycogens nicht aus, sondern es muss auch eine Fermentbildung durch die Stromverlangsamung vermuthet werden (Schiff). Für den Diabetes durch Injection verdünnter Salzlösungen kann eine Zerstörung von Blutkörperchen an der Fermentbildung betheiligt sein (vgl. p. 147); das Ferment geht hier mit in den Harn über (Plósz & Tiegel). — Gewisse Gifte, z. B.

Arsenik, vernichten die Fähigkeit der Leberzellen Glycogen zu bilden (Salkowsky); in Folge dessen geht injicirter Zucker in den Harn über (W. L. Lehmann, Luchsinger). Aehnlich wirkt Unterbindung des Ductus choledochus auf die Leber (Wickham Legg, v. Wittich). Der Curarediabetes kann auf Gefässerweiterung zurückgeführt werden. — Auch wenn der Stoffwechsel selber Kohlehydrate producirt, worauf die freilich geringe Zuckerausscheidung der Diabetiker bei kohlehydratfreier Kost deutet, müsste eine Unfähigkeit der Leber diese Producte festzuhalten angenommen werden.

Fünftes Capitel.

Der Stoffwechsel des Gesammt-Organismus.

Die speciellen Umsetzungen der Stoffe im Organismus sind, wie die vorstehenden Capitel ergeben, erst zum geringsten Theile aus directen Ermittelungen bekannt; durch die Untersuchung des stofflichen Verkehrs des Körpers mit der Aussenwelt lässt sich jedoch eine summarische Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben gewinnen, welche Rückschlüsse auf die Umsetzungen im Organismus gestattet. Ein auf diesem Wege gewonnenes Resultat, nämlich dass im Organismus hauptsächlich Oxydationen stattfinden, ist schon in der Einleitung erwähnt worden. Die Ermittelungen über den äusseren Stoffverkehr haben aber ausserdem, wegen ihrer Beziehungen zu den Fragen der Ernährung, Ventilation, Excrementabfuhr u. dgl., unmittelbare practische Bedeutung.

Für jede vollständige Stoffwechselbeobachtung müssen Einnahmen und Ausgaben genau nach Menge und elementarer Zusammensetzung, und ebenso die Veränderungen des Körpergewichtes ermittelt werden. Es ist klar, dass letztere gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe sein müssen, und ebenso für jedes einzelne Element Gewinn oder Verlust des Körpers aus der Differenz seines Betrages in Einnahme und Ausgabe sich ergiebt.

Brauchbare Versuche müssen sich auf eine grössere Anzahl von Tagen erstrecken, weil die Einnahmen und Ausgaben zum Theil in Intervallen stattfinden, so dass ihre Zugehörigkeit zu einzelnen Perioden nicht mit Sicherheit anzugeben ist. Die Einnahmen (Nahrung) wählt man meist von ganz gleichmässiger und genau bekannter Zusammensetzung. Von den Ausgaben wird die respiratorische nach den p. 75 angegebenen Methoden, Harn und Koth durch genaues Aufsammeln und Analysiren bestimmt. Die Ausgabe durch Hornverluste (Haare,

Epidermis etc.) sowie durch Schweiss kann in der Regel vernachlässigt werden; Milch und ähnliche progeniale Ausgaben kommen nur ausnahmsweise vor. Die tägliche Hornausgabe eines Mannes beträgt etwa (Moleschott) an Haaren 0,2 grm., Bart und Nägel 0,06 grm., Epidermis (wahrscheinlich zu viel) 14,4 grm.; die entsprechenden N-Mengen wären 0,03, 0,008 und 2,10 grm.

I. Die Maasse des Stoffverbrauches.

Wir geben zunächst zwei Beispiele der Haushaltsbilanz für Mensch und Hund, beide bei reichlicher Ernährung (nach Pettenkofer & Voit).

Man sieht aus den Tabellen, dass der im Körper verbrauchte Kohlenstoff zum bei weitem grössten Theile (90,2 pCt. beim Menschen, 80,9 pCt. beim Hunde) in der exspirirten Kohlensäure, der verbrauchte Stickstoff aber fast ganz im Harn (und zwar in dessen Harnstoff), gänzlich aber im Harn und Koth wiedererscheint. Kohlensäure und Harnstoff sind also die wichtigsten Maasse des Stoffverbrauches, und zwar kann die Kohlensäure als Maass des Verbrauchs organischer (C-haltiger) Substanzen überhaupt, Harnstoff als das Maass des Ver-

1. Kräftiger Mann. Anfangsgewicht 69,290, Endgewicht 69,550 Kilo.

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	139,7	79,5	31,3	4,3	8,50	12,9	3,2
Eiweiss	41,5	32,2	5,0	0,7	1,35	2,0	0,3
Brod	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Schmalz	70,0	—	53,5	8,3	—	8,1	—
Butter	30,0	2,1	22,0	3,1	0,03	2,8	—
Stärke	70,0	11,0	26,1	3,9	—	29,0	—
Zucker	17,0	—	7,2	1,1	—	8,7	—
Salz	4,2	—	—	—	—	—	4,2
Wasser	286,3	286,3	—	—	—	—	—
Inspirirter Sauerstoff	709,0	—	—	—	—	709,0	—
		2016,3 =	—	224,0	—	1792,3	—
Summe der Einnahmen	3342,7		315,5	270,9	19,47	2712,9	23,9
Ausgaben:							
Harn	1343,1	1278,6	12,60	2,75	17,35	13,71	18,1
Koth	114,5	82,9	14,50	2,17	2,12	7,19	5,9
Exspiration	1739,7	828,0	248,60	—	—	663,10	—
		2189,5 =	—	243,30	—	1946,20	—
Summe der Ausgaben	3197,3		275,70	248,22	19,47	2630,20	24,0
Differenz Einn. minus Ausgabe	+ 145,3	—	+ 39,8	+ 22,7	0	+ 82,7	— 0,1

2. Hund von 33 Kilo.

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	1500,0	1138,5	187,8	25,9	51,0	77,2	19,5
Inspirirter Sauerstoff .	486,6	—	—	—	—	486,6	—
		1138,5 =	—	126,5	—	1012,0	—
Summe der Einnahmen	1986,6		187,8	152,4	51,0	1575,8	19,5
Ausgaben:							
Harn	1061,0	920,5	30,3	7,9	50,3	35,9	16,1
Koth	40,1	28,8	4,9	0,7	0,7	1,5	3,4
Exspiration	910,6	365,3	149,3	1,5	—	394,5	—
		1314,6 =	—	146,1	—	1168,5	—
Summe der Ausgaben .	2011,7		184,5	156,2	51,0	1600,4	19,5
Differenz Einn. minus Ausgabe	— 25,1		+ 3,3	— 3,8	0	— 24,6	0

brauchs N-haltiger Substanzen, besonders als Maass des Eiweissconsums im Organismus betrachtet werden; genauer gilt als solches der gesammte Stickstoffgehalt in Harn und Koth. Berechnet man aus letzterem das zersetzte Eiweiss, und erscheint in den Excreten mehr Kohlenstoff als dem zersetzten Eiweiss entspricht, so muss noch eine andere C-haltige Substanz zersetzt sein, welche der Hauptmasse nach nur Fett sein kann; umgekehrt schliesst man, wenn die Excrete weniger C enthalten, als dem Eiweissverbrauch entspricht, auf einen Fettansatz (Voit).

Der alte Streit, ob bei gleichbleibendem Körpergewicht sämmtlicher aufgenommene N in den sensiblen Excreten (besonders Harn und Koth) wiedererscheint (Voit u. A.), oder ob ein sog. Stickstoff-Deficit existirt (Seegen), welches zur Annahme einer respiratorischen N-Ausscheidung zwingen würde (vgl. p. 76), scheint jetzt zu Gunsten der ersteren Alternative entschieden; speciell für sehr eiweissreiche Kost wird noch das Vorhandensein eines Stickstoffdeficits behauptet (Stohmann). Beim Schwitzen tritt natürlich wegen der N-Ausgabe durch den Schweiss ein scheinbares N-Deficit ein (Leube).

2. Einfluss der Nahrung auf den Stoffverbrauch.

a. Der Hungerzustand.

Bei vollständigem Nahrungsmangel leben Thiere und Menschen noch längere Zeit. Der Hungertod tritt um so später ein, je wohlgenährter der Organismus im Beginn des Hungerns ist; die Winterschläfer, welche normal einen sehr langen Hungerzustand durchmachen,

sind im Beginn desselben stark gemästet, am Schluss ungemein abgemagert. Fleischfresser vertragen den Hunger länger als Pflanzenfresser; beim Hunde ist 60tägiger Hunger beobachtet (Falck). Junge magere Tauben erliegen schon nach Verlust von $^1/_4$ ihres Körpergewichtes (nach 3 Tagen), ältere fette dagegen erst nach Verlust der Hälfte (nach 13 Tagen) (Chossat).

Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeathmeten Sauerstoff besteht, welcher unmittelbar in der ausgeathmeten Kohlensäure grösstentheils wiedererscheint, ist nothwendig schon durch den Kohlenstoff der letzteren, ausserdem aber durch die fortdauernde Harnabsonderung (im Anfang wird auch Koth entleert) eine beständige Abnahme des Körpergewichtes bedingt. Die Ausgaben vermindern sich jedoch von Tag zu Tag, d. h. die mangelnde Zufuhr vermindert den Stoffverbrauch. Die Abnahme betrifft sowohl die Kohlensäure- als die Harnstoffausscheidung. Bei Pflanzenfressern nimmt jedoch letztere im Anfang zu, und der Harn wird sauer, d. h. der Pflanzenfresser verwandelt sich in einen Fleischfresser, da er nur von (seinen eigenen) thierischen Bestandtheilen zehrt. Auch bei Fleischfressern kann, da anfangs hauptsächlich Fett verbraucht wird, die Harnstoffausscheidung nach den ersten Hungertagen vorübergehend zunehmen (Falck). Die Abnahme des Verbrauches ist durch eine Verminderung der Leistungen ermöglicht: die Temperatur, sowie die Puls- und Athemfrequenz nehmen ab, und das Thier vermeidet jede entbehrliche Muskelanstrengung. Auch die Sauerstoffaufnahme sinkt in Folge des verminderten Verbrauches. Ganz analog ist das Verhalten im Winterschlaf.

In Folge der Abnahme der Ausgaben sinkt das Körpergewicht in einer Curve von abnehmender Steilheit. Auch die Ausgaben selber nehmen nicht gleichmässig, sondern anfangs rascher ab, besonders die Harnstoffausscheidung, wodurch die Gewichtscurve gleichmässiger abfällt, als es sonst der Fall wäre. Man schliesst hieraus, dass ausser dem Fett auch ein zersetzbarerer Eiweissvorrath vorhanden ist, von dem anfangs vorzugsweise gezehrt wird, während später das eigentliche Organeiweiss angegriffen wird (Voit).

In der Leiche zeigt sich der Gewichtsverlust der einzelnen Körpertheile durchaus verschieden; am meisten geschwunden ist der Fettinhalt des Fettgewebes, oder kurzweg „das Fett“ (Verlust 91—93 pCt.); weniger geben ab die Baucheingeweide und die Muskeln, und zwar die häufig gebrauchten weniger als die unthätigen; fast nichts da-

gegen das Gehirn (etwas mehr das Rückenmark). Das Blut und besonders dessen Hämoglobingehalt behält annähernd sein Verhältniss zum Körpergewicht. Dieser ungleiche Verlust deutet darauf hin, dass durch Vermittelung des Blutes zwischen den verschiedenen Organen eine gewisse intermediäre Aushülfe mit Material stattfindet, dass die mehr verbrauchenden Organe auch reichlicher versorgt werden.

Bei unzureichenden Nahrungsmengen tritt ein langsameres Verhungern ein, dessen Gang, soweit bekannt, dem der vollständigen Inanition gleich ist.

b. Zufuhr von Eiweiss allein.

Fleischfresser lassen sich durch blosses Eiweiss, z. B. ausgelaugtes Fleischpulver, (mit Wasser) am Leben erhalten. Die wichtigsten Resultate der so angestellten Versuche sind folgende (Bischoff & Voit, Pettenkofer & Voit): 1. Die Stickstoffausscheidung ist um so grösser, je grösser die täglich zugeführte Eiweissmenge, der Eiweissverbrauch ist also von der Eiweisszufuhr abhängig. 2. Wird eine bestimmte Eiweisskost längere Zeit unterhalten, so setzt sich der Organismus mit derselben nach einiger Zeit ins Gleichgewicht, so dass nunmehr die Einnahme und Ausgabe von Stickstoff sich gleich sind. Ist das frühere Kostmaass ein kleineres gewesen, so wächst die Ausgabe nicht augenblicklich, sondern allmählich mit abnehmender Steilheit; während dieser Zeit überschreitet also die Einnahme die Ausgabe, der Organismus nimmt daher bis zur Herstellung des neuen Gleichgewichtszustandes an Eiweiss („Fleisch“) und an Gewicht zu. Umgekehrt nehmen nach dem Uebergang zu einem kleineren Kostmaass die Ausgaben nicht augenblicklich, sondern mit abnehmender Steilheit ab, so dass bis zum Gleichgewicht die Ausgaben die Einnahmen überschreiten, also der Körper an Fleisch und Gewicht abnimmt. Jedem Kostmaass entspricht also ein anderer Fleischbestand (und Kräftezustand) des Thieres. Der Hungerstoffwechsel (s. oben) passt in dieses Schema; nur wird hier ein Gleichgewichtszustand begreiflicherweise nicht erreicht. 3. Auch die respiratorischen Grössen (O, CO_2) wachsen mit der Eiweisszufuhr. Die Berechnung des Fettverbrauchs (p. 152) ergiebt, dass die Eiweisszufuhr nicht allein den beim Hunger stattfindenden Fettverbrauch vermindern, sondern auch, wenn sie sehr bedeutende Grössen erreicht, einen Fettansatz bewirken kann.

Das folgende Schema diene zur Veranschaulichung des sub 2. Gesagten. Die Abscissen AA' bedeuten Zeiten, die Ordinaten der starken Curve das Körpergewicht

oder dessen Eiweissbestand, die der feinen Curve die Grösse der täglichen Ausgabe, die der punctirten die Grösse der täglichen Einnahme. Die Einnahme wird zur Zeit a plötzlich vergrössert, zur Zeit c plötzlich vermindert, zur Zeit e Null. A a, b c, d e sind Gleichgewichtszustände, a b Ausgleichungsperiode mit Zunahme

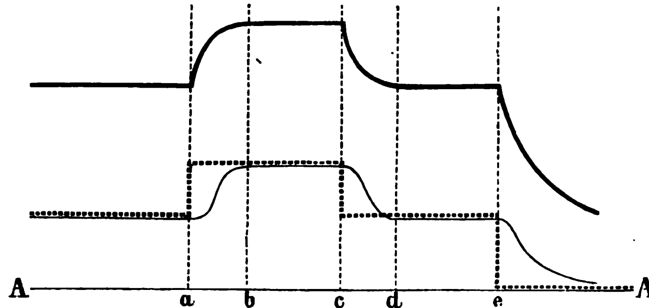


Fig. 9.

der Ausgaben und des Bestandes, c d Ausgleichungsperiode mit Abnahme der Ausgaben und des Bestandes, eA' Hungerperiode, ebenfalls mit Abnahme beider. Die Veränderung des Bestandes ist natürlich an jedem Tage gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe.

c. Zufuhr von Leim oder Collagen allein.

Bei blosser Leimnahrung gehen die Thiere unter Gewichtsabnahme zu Grunde, jedoch weit weniger schnell als beim Hungern. Die Stickstoffausfuhr ist stets grösser als dem zugeführten Leim entspricht. Man schliesst hieraus, dass der Leim zerstört wird, und den Eiweissconsum nicht verhindern, wohl aber vermindern kann; auch der Fettverbrauch ergiebt sich etwas geringer als beim Hungern (Voit).

d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein.

Blosse N-freie Nahrung wirkt kaum anders als vollständiges Hungern. Die Stickstoffausscheidung ist dieselbe wie beim Hungern (Frerichs), der Eiweissconsum wird also durch blosse Fett- oder Kohlehydratzufuhr nicht beeinflusst. Die Fettzersetzung geht ebenfalls so wie beim Hungern vor sich, jedoch findet bei genügend grosser Zufuhr kein Fettverlust des Körpers mehr statt (Voit).

e. Zufuhr von Eiweiss mit Fetten oder Kohlehydraten.

Durch den Zusatz N-freier organischer Nährstoffe zur Eiweisskost wird der Eiweissconsum vermindert (Bischoff, Botkin, Voit), so dass dem gleichen Eiweisskostmaass ein höherer Körperbestand ent-

spricht als ohne den N-freien Zusatz, und der letztere, zu einer bestehenden Eiweisskost hinzukommend, einen Fleischansatz hervorbringt; umgekehrt genügt zur Erhaltung eines gewissen Fleischbestandes eine geringere Eiweisskost mit, als ohne Fett- oder Stärkezusatz. Ausserdem findet durch letzteren Zusatz nicht allein eine Verminderung des Fettverlustes, sondern schon bei mässigen Gaben ein Fettansatz statt, welcher sich nicht allein aus der Rechnung, sondern auch durch die sichtbare Zunahme des Fettkörpers ergiebt. In dieser Hinsicht sind etwa 100 Theile Fett und 175 Theile Kohlehydrat einander äquivalent (Pettenkofer & Voit). Ueber den Modus des Fettansatzes s. unten.

f. Einfluss der Wasser- und Salzzufuhr.

Die zugeführten Wassermengen gehen nicht einfach durch den Körper hindurch (vgl. p. 114), sondern haben möglicherweise auch Einfluss auf den Stoffumsatz; vermehrte Wasserzufuhr steigert die Harnstoffausscheidung, jedoch nur wenn sie die Harnmenge vermehrt, nicht wenn sie zum Ersatz von Wasserverlust durch Schweiss etc. dient. Ob diese Steigerung von vermehrtem Eiweissconsum (Voit), oder nur von beschleunigter Wegspülung vorhandenen Harnstoffs herrührt (Bidder & Schmidt), ist noch nicht entschieden: für ersteren spricht die anhaltende Vermehrung bei dauernd hoher Wasserzufuhr. Bei vollständiger Entziehung des Wassers, d. h. auch des in den festen Nahrungsmitteln enthaltenen (Schuchardt), nehmen die Thiere sehr bald auch nichts Festes, bei Entziehung aller festen Nahrung (Bischoff & Voit, Chossat) sehr bald auch kein Wasser mehr auf, so dass beides de facto dem vollständigen Hungern gleichkommt.

Die Zufuhr der die Asche der Gewebe, und namentlich der Excrete, bildenden Salze ist fast so unentbehrlich wie die des Wassers; bei Fütterung mit ausgelaugten Nahrungsmitteln (Salzhunger) gehen die Thiere in wenigen Wochen unter Erscheinungen von Schwäche und Lähmung zu Grunde (Forster). Dabei nimmt die Ausscheidung von Salzen stark ab, und hört zum Theil ganz auf, und zwar zu einer Zeit, wo die Gewebe noch grosse Mengen der betr. Salze enthalten. Mangelnde Kalkzufuhr soll Knochenbrüchigkeit hervorbringen (Chossat).

Die Aschensalze, sowie das Eisen, die Kieselsäure etc., werden als natürliche Bestandtheile der Nahrungsmittel und des Trinkwassers aufgenommen. Als besonderer Stoff wird nur das Kochsalz genossen, von dessen Menge die Harnstoffausscheidung in ähnlicher Weise abhängig ist wie vom Wassergenuss, vielleicht weil Salzgenuss auch den

Wassergenuss steigert. Dass bei Verminderung der Kochsalzzufuhr unter eine gewisse Grenze die Harnstoffausscheidung wegen Vermehrung des Eiweissumsatzes steige (Klein & Verson), wird bestritten (Forster).

Auch von vielen anderen Salzen, z. B. Salpeter, Borax, essigsaures und phosphorsaures Natron, Salmiak, kohlensaures Ammoniak, ist bei grösseren Dosen eine Steigerung der Harnstoffausscheidung nachgewiesen; vom Glaubersalz ist eine Verminderung behauptet (Seegen), welche jedoch bestritten wird (Voit).

Von anderen Stoffen mag hier noch Folgendes angeführt werden. Die Wirkung des Alkohols ist sehr streitig; nach der Mehrzahl der Angaben scheinen kleine Dosen die Stickstoff- und Kohlensäureausscheidung zu vermindern, grosse beide zu steigern. Chinin vermindert den Stoffverbrauch. Von arseniger Säure wird ebenfalls eine Herabsetzung der N- und CO_2-Ausscheidung behauptet (Schmidt & Stürzwage), aber bestritten (Voit). Aehnliches gilt von Kaffee, Thee, Quecksilbersalzen etc. Phosphor steigert die N-Ausscheidung, vermindert dagegen die CO_2-Auscheidung, vielleicht wegen Fettablagerung.

3. Einfluss der Athmung auf den Stoffverbrauch.

Die Angabe, dass die Energie der Athmung auf den Stoffwechsel direct einwirke, hat sich durch neuere Versuche als unrichtig erwiesen; die gesteigerte Ventilation kann zwar momentan durch Aenderung des Gasgehaltes im Blute eine gewisse Vergrösserung der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung bewirken, aber nicht auf die Dauer. Während bestehender Apnoe (p. 90) ist die Sauerstoffaufnahme nicht grösser als sonst (Pflüger mit Finkler & Oertmann). Anhaltend verminderte Sauerstoffzufuhr, von der man früher annahm, dass sie den Umsatz vermindere, oder wenigstens zur Ausfuhr unoxydirten Materials (Zucker etc.) führe, vermindert nicht nur nicht den Eiweissumsatz (Senator), sondern vergrössert ihn sogar (Fränkel), eine Thatsache, welche weiter unten (sub 7) ihre Verwendung finden wird.

4. Einfluss der Temperatur auf den Stoffverbrauch.

Bei kaltblütigen Thieren ist der respiratorische Gaswechsel um so höher, je höher die umgebende und in Folge dessen die innere Temperatur; bei Fröschen z. B. ist der Umsatz bei 1^0 nahezu Null, bei 36^0 gleich dem der Warmblüter (Moleschott, Regnault & Reiset, Pflüger & Schulz). Warmblütige Thiere verhalten sich nur dann ebenso, wenn ihre Eigenwärme sich mit der umgebenden Temperatur ändert, d. h. wenn ihre Regulationsgrenzen (vgl. Cap. VI.) überschritten werden (Ludwig & Sanders-Ezn, Erler), oder wenn durch Rückenmarksdurchschneidung, Curarisirung u. dgl. gewisse nor-

vöse Einflüsse beseitigt sind (Pflüger). Unter normalen Verhältnissen dagegen, wo der Warmblüter seine Temperatur unabhängig von der äusseren behauptet, ist der Gaswechsel um so grösser, je niedriger die letztere ist (Crawford, Lavoisier, Berthollet, Vierordt, Liebermeister, Pflüger mit Röhrig & Zuntz, Colasanti und Finkler).

Hieraus ist zu schliessen, dass die thierischen Umsetzungen, sobald die Gewebe sich selbst überlassen sind, dem allgemeinen Naturgesetze folgen, dass die Wärme die chemischen Processe beschleunigt. Beim Warmblüter sind jedoch Einrichtungen vorhanden, durch welche die äussere Temperatur den Stoffumsatz um so stärker macht, je niedriger sie ist, und zwar durch Vermittelung des Nervensystems (Pflüger). Höchstwahrscheinlich bildet die Haut, vermöge ihres Temperatursinns, den Angriffspunct dieses Einflusses, und die Organe, in welchen hauptsächlich der Umsatz durch Einwirkung von Wärme auf die Haut vermindert, von Kälte erhöht wird, scheinen in erster Linie die Muskeln zu sein, wofür die Wirkung des Curare spricht; auch bilden die Muskeln unter den Geweben mit regem Stoffumsatz die Hauptmasse. Der Eiweissverbrauch wird durch die Temperatur beim Warmblüter nicht verändert (Liebermeister, Senator, Voit). Weiteres über diese Beziehungen s. im folgenden Capitel.

5. Einfluss der Leistungen auf den Stoffverbrauch.

Schon in der Einleitung ist ausgeführt, dass jede Arbeitsleistung mit einem Stoffumsatz verbunden sein muss. Am meisten untersucht ist der Einfluss der Muskelarbeit. Die Vorgänge im Muskel selbst werden in der Muskelphysiologie (Cap. VII.) besprochen. Ueber die Vorgänge im Gesammtorganismus ist Folgendes ermittelt:

1. Die Muskelarbeit steigert sowohl den Sauerstoffverbrauch als die Kohlensäurebildung (Lavoisier & Séguin, Vierordt, Scharling, Regnault & Reiset), also den Stoffverbrauch im Allgemeinen. Der respiratorische Quotient (p. 80) wird durch Arbeit erhöht und kann grösser als 1 werden; über die Folgerungen hieraus s. Cap. VII.

2. Die frühere Angabe, dass auch der Eiweissverbrauch (die Harnstoffausscheidung) durch Muskelarbeit gesteigert werde (C. G. Lehmann u. A.), ist durch genaue Versuche (Voit u. A.), wenigstens für mässige Arbeitsgrade, widerlegt; die in manchen Fällen beobachtete Vermehrung des Eiweissverbrauches wird, da sie nicht constant auftritt, entweder besonders erschöpfenden Anstrengungsgraden, oder

Nebenumständen, z. B. der gesteigerten Wasseraufnahme (p. 156), oder dem indirecten Einfluss des Verbrauchs N-freier Substanzen (s. oben sub 2. e) zugeschrieben.

Hierher gehört ferner die Thatsache, dass im Schlafe, wo sämmtliche Bewegungen ausser Herz- und Athembewegung auf ein Minimum reducirt sind, der Gaswechsel bedeutend herabgesetzt ist (Scharling, Pettenkofer & Voit u. A.), ohne Aenderung der Harnstoffausscheidung; ferner, dass beim Aufenthalt im Lichte der Gaswechsel grösser ist als im Dunklen (Moleschott, Pflüger & v. Platen u. A.); ausser den Retinareizen wirken auch Hautreize, z. B. Salzbäder, Senfteige, erhöhend auf den Gaswechsel (Röhrig & Zuntz, Paalzow), und der oben erwähnte analoge Einfluss der Kälte gehört wahrscheinlich ebenfalls hierher; man vermuthet bei all diesen Einflüssen Rückwirkung auf die Muskeln (vgl. oben sub 4). Ein Einfluss geistiger Arbeit auf den Stoffumsatz ist bisher nicht genügend experimentell festgestellt.

6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch.

Die Vergleichung des Stoffumsatzes verschiedener Thiere für gleiche Zeiten und Thiergewichte ergiebt einen sehr grossen Einfluss der Thierart; es existiren jedoch fast nur über den Gaswechsel brauchbare Vergleichswerthe. Im Allgemeinen haben grössere Thiere geringeren Gaswechsel, Warmblüter grösseren als Kaltblüter, Vögel grösseren als Säugethiere.

Als Beispiel diene folgende Zusammenstellung, welche zugleich Anhaltspuncte für die absoluten Zahlen der Gaswechselgrössen liefert. Alle Zahlen gelten für den Ruhestand.

Thierart.	Gaswechsel pro Kilo Thier in 1 Stunde				Beobachter.
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	grm.	Liter	grm.	Liter	
Mensch min.	0,461	0,322	0,535	0,271	Speck.
„ max.	0,601	0,420	0,717	0,364	„
Pferd	0,553	0,394	0,776	0,393	Boussingault.
Kuh	0,460	0,328	0,631	0,320	„
Schaf	0,490	0,343	0,671	0,341	Reiset.
Schwein	0,561	0,392	0,661	0,336	„
Hund	1,016	0,911	1,325	0,674	Regnault & Reiset.
Katze max.	1,356	0,947	1,397	0,710	Hzg. Carl Theodor z. Bay.
Kaninchen	0,987	0,690	1,244	0,632	Regnault & Reiset.
Maus	—	—	6,455	3,282	Pott.
Murmelthier im Winterschlaf	0,048	0,034	0,037	0,019	Regnault & Reiset.

Thierart.	Gaswechsel pro Kilo Thier in 1 Stunde				Beobachter.
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	grm.	Liter	grm.	Liter	
Huhn	1,057	0,739	1,403	0,714	Regnault & Reiset.
Grünfink	13,000	9,091	13,590	6,909	„
Sperling	9,595	6,710	10,492	5,335	„
Frosch min.	0,063	0,044	0,045	0,031	„
„ max.	0,105	0,073	0,081	0,058	„
Eidechse	0,065	0,045	0,063	0,032	„
Süsswasserfische min.	—	0,015	—	0,026	Jolyet & Regnard.
„ max.	—	0,148	—	0,120	„
Seefische min.	—	0,047	—	0,043	„
„ max.	—	0,171	—	0,275	„
Insecten min.	0,687	0,480	0,767	0,391	Regnault & Reiset.
„ max.	1,170	0,818	1,189	0,605	„
Mollusken min. . . .	—	0,012	—	0,009	Jolyet & Regnard.
„ max. . . .	—	0,044	—	0,038	„
Regenwurm.	0,101	0,071	0,108	0,055	Regnault & Reiset.
Blutegel max.	—	0,040	—	0,036	Jolyet & Regnard.

Ferner ergiebt sich aus zahlreichen Vergleichungen, dass Alter und Geschlecht grossen Einfluss auf den Stoffumsatz haben. Der Gaswechsel ist beim Manne grösser als beim Weibe, beim Kinde grösser als beim Erwachsenen, und bei letzterem im kräftigsten Lebensalter am grössten. Kräftige Constitutionen haben ferner grösseren Stoffumsatz. Während des Tages zeigt sich ein erhöhender Einfluss der Verdauungsperioden, und ein (schon erwähnter) vermindernder der Nacht- und Schlafzeit. Schwangerschaft erhöht den Gaswechsel.

Sehr erheblich vermindert, ja sogar unter den des Kaltblüters, ist, wie die Tabelle zeigt, der Stoffumsatz im Winterschlaf (vgl. auch p. 153).

7. Zur Theorie des Stoffumsatzes.

Da im Blute selbst bisher keine Umsatzprocesse mit irgendwelcher Sicherheit beobachtet sind, so müssen die Gewebe als Sitz dieser Processe betrachtet werden. Die Ursachen des Stoffumsatzes hängen ohne Zweifel innig mit den noch unverständlichen Lebenseigenschaften der Zellen zusammen, und sind noch gänzlich unbekannt. Insbesondere sind die Theorien, welche die Ursache des Umsatzes in dem oxydirenden Angriffsvermögen des Sauerstoffs, resp. seiner Modification als Ozon (p. 72) sahen, als widerlegt zu betrachten; denn erstens ist der Umsatz von der Energie der Athmung unabhängig (vgl. p. 157),

zweitens deuten viele Verhältnisse darauf hin, dass die Kohlensäurebildung ein von der Sauerstoffaufnahme völlig getrennter Act ist. Zuerst ergab sich bei den Muskeln (vgl. Cap. VII.), dass ihre bei Contraction und Erstarrung auftretende Kohlensäurebildung völlig unabhängig von der Gegenwart von Sauerstoff, also als Resultat eines Spaltungsprocesses zu betrachten ist; die Sauerstoffaufnahme konnte also nur mit der Synthese der spaltbaren Substanzen in Zusammenhang stehen. Diese, alsbald auch auf Nerven und Drüsen ausgedehnte Ansicht vom Lebensprocess (Hermann) ist später verallgemeinert und weiter ausgebildet worden (Pflüger), namentlich auf Grund der Beobachtung, dass nicht bloss die musculären Processe, sondern der ganze Lebensvorgang kaltblütiger Thiere bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff sich vollziehen kann. Speciellere Hypothesen über den Modus der Spaltung und Regeneration können hier nicht wiedergegeben werden; nur das sei erwähnt, dass vermuthlich gewisse Spaltungsproducte für die Regeneration wieder verwendet werden (Hermann, Pflüger), wodurch zugleich erklärlich wird, warum Mangel an dem für die Regeneration nöthigen Sauerstoff (s. oben) solche Producte zu weiterem Zerfall verurtheilen und so den Stoffverbrauch steigern kann (vgl. oben p. 157).

Da die Umsatzprocesse mit den Functionen der organisirten Elemente innig zusammenhängen, letztere aber vielfach durch das Nervensystem beeinflusst werden, so ist auch eine sehr allgemeine Abhängigkeit des Stoffumsatzes von den Nerven denkbar. Speciell ist eine solche an den Muskeln und Drüsen erwiesen, aber auch an anderen Geweben nicht unwahrscheinlich, so dass z. B. die nervöse Regulation, welche oben sub 4 erwähnt ist, keineswegs auf die Muskeln beschränkt zu sein braucht.

Am schwierigsten ist es zu erklären, warum der Umsatz, besonders der der Eiweissstoffe, ausser von den Functionen, auch von der Zufuhr in so hohem Grade abhängt. Man nahm früher an, dass das über den unmittelbaren Bedarf zugeführte Eiweiss sofort, ohne Gewebsbestandtheil geworden zu sein, im Blute verbrannt werde, und bezeichnete dies als Luxusconsumption (C. G. Lehmann, Frerichs, Bidder & Schmidt); jedoch spricht hiergegen, ausser den allgemeinen Bedenken gegen die Annahme von Verbrennungen im Blute (s. oben), der Umstand, dass es keinen festen Bedarf giebt, sondern Zustand und Bedarf des Organismus in schon angegebener Weise von der Zufuhr abhängig sind. Eine andere Theorie lässt in den Geweben

selbst hauptsächlich das gelöste, „circulirende“ und in seiner Menge von der Zufuhr abhängige Eiweiss unter dem Einfluss der Zellen verbrannt werden, während das unlöslich gewordene „Organeiweiss“ mehr stabil ist und nur langsam in seinem Bestande sich dem ersteren anpasst (Voit). Als directer Beweis hierfür wird angeführt, dass transfundirtes Blut, also gleichsam ein eingeführtes Gewebe, die Harnstoffausscheidung kaum merklich steigert, wohl aber transfundirtes Serum oder verfüttertes Blut (Tschiriew, Forster); gegen die Annahme eines zersetzbareren circulirenden Eiweisses spricht dagegen, dass der Gaswechsel verbluteter Frösche nicht merklich geringer ist als der gewöhnlicher (Pflüger & Oertmann). Andere schreiben auch grade im Gegentheil dem organisirten oder „lebenden“ Eiweiss ausschliesslich die Fähigkeit zur Zersetzung, in Form der schon oben erwähnten Spaltung zu (Pflüger).

Im Sinne der Luxusconsumption wird von Einigen die weitgehende Spaltung eines Theils des Eiweisses im Darm (zu Leucin, Tyrosin etc., vgl. p. 133) gedeutet. Manche betrachten sogar die Peptone als einen zu directer Verbrennung bestimmten Theil des genossenen Eiweisses (vgl. p. 146).

Jedenfalls fehlt es vor der Hand an einer befriedigenden, alle Thatsachen umfassenden Theorie. Die nächstliegende Erklärung für das Gesetz, dass der Organismus sich (zunächst für den Stickstoff) mit jedem Kostmaass ins Gleichgewicht setzen kann, wäre die, dass die Ausgaben stets dem Bestande proportional bleiben. Hieraus liesse sich eine sehr exacte mathematische Theorie entwickeln, welche zu jener Folgerung führt. (Die Curven der Fig. 9 würden dann Exponentialcurven.) Allein diese Annahme scheitert an der Thatsache, dass der erste Fleischtag nach einer Hungerperiode die Harnstoffausscheidung sofort enorm (z. B. auf das 6fache) steigert, während doch der Bestand an Fleisch unmöglich schon in diesem Verhältniss gestiegen sein kann; und ähnliches zeigt sich auch nach anderen plötzlichen Koststeigerungen (Voit). Solche Erscheinungen werden kaum anders als durch eine Art von Luxusconsumption erklärt werden können, mag man dieselbe in den Darm, in das Blut oder in das gelöste Eiweiss der Gewebe verlegen.

Eine andere Schwierigkeit für die Theorie des Stoffumsatzes bildet die bei reichlicher Nahrung auftretende Fettbildung (Mästung), deren nähere Bedingungen oben angegeben sind. Das Fett bildet hiernach einen in den Perioden des Nahrungsüberflusses abgelagerten Vorrath spannkraftreicher Substanz, von welchem in Zeiten der Noth in erster Linie gezehrt wird. Seine Quelle ist ausser dem Nahrungsfett hauptsächlich das Eiweiss, welches also nicht vollständig verbrannt würde, sondern unter Umständen einen werthvollen Rest im Körper zurückliesse. Man nimmt an (Hoppe-Seyler, Pettenkofer & Voit), dass diese Spaltung stets stattfindet, das gebildete Fett aber weiter verbrannt

wird, wenn nicht andere leicht oxydable Stoffe (Kohlehydrate, Nahrungsfett) dasselbe vor der Oxydation schützen.

Das Fettgewebe, besonders das mesenteriale, ist nach neueren Untersuchungen (Toldt, Rollett) nicht als einfaches Bindegewebe zu betrachten, dessen Zellen mit Fett erfüllt sind (Virchow), sondern als drüsenartiges Organ mit besonderen Gefässen, welches beim Menschen schon frühzeitig vom Bindegewebe umwachsen wird.

Für die Fettbildung aus Eiweisskörpern wird angeführt: a) die Entstehung eines fettartigen Körpers (Leichenwachs, Adipocire) in eiweissreichen Geweben der Leiche; b) die Fettbildung aus Casein in stehender Milch (p. 120); c) ein ähnlicher Vorgang beim Reifen des Käses; d) das Auftreten von Stearin im Körper, wenn neben Eiweiss eine stearinfreie Fettart (Palmöl) im Futter gereicht wird (Subbotin), e) Fettansatz unter Umständen wo weder der Fett- noch der Kohlenhydratgehalt der Nahrung zu seiner Erklärung gross genug ist (Voit u. A.). Andere für Fettbildung aus Eiweisskörpern u. dgl. angeführte Erscheinungen, z. B. die fettige Degeneration stickstoffreicher Organe haben keine volle Beweiskraft, weil sie nur zeigen, dass an einem Orte im Organismus, der also mit allen übrigen in stofflichem Verkehr steht, statt des einen ein anderer Körper auftritt; dies kann natürlich nicht sicherstellen, dass auch letzterer aus ersterem hervorgeht. So wurde auch eine Zeit lang unter den Beweisen für die Fettbildung aus Eiweisskörpern angeführt, dass fettlose Krystalllinsen und andere stickstoffhaltige Körper, in die Bauchhöhle lebender Säugethiere eingebracht, nach einiger Zeit sehr fettreich waren und an Stickstoff verloren hatten. Allein Controllversuche mit ganz indifferenten porösen Körpern, Holz, Hollundermark etc., zeigten, dass auch diese sich in der Bauchhöhle lebender Thiere mit Fett imprägnirten.

Eine andere Quelle der Fettbildung liefern nach Manchen die Kohlehydrate; obwohl die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette ein Reductionsprocess wäre, wenn nicht etwa die Kohlehydrate nur das Glycerin liefern, so werden doch folgende Erfahrungen für diesen Vorgang angeführt: a) die Bienen liefern bei reiner Zuckerfütterung einen fettartigen Körper, das Wachs; b) eine an Kohlehydraten reiche Nahrung macht den Körper fett (Mästung, s. oben); besonders zeigt sich hierbei unmittelbar eine starke Fettanhäufung in der Leber (Tscherinoff); diese Thatsachen lassen sich aber auch so erklären, dass die Oxydation der leicht verbrennlichen Kohlehydrate die Verbrennung von Fett oder fettbildenden Körpern (z. B. Eiweisskörpern) beeinträchtigt (s. oben). Der Umstand endlich, dass in Früchten (Oliven) sich Fette aus Kohlehydraten (Mannit) bilden, beweist nichts für einen ähnlichen Vorgang im Thiere.

Man hält jetzt die Fettbildung aus Eiweiss für die einzige neben der aus genossenem Fett; denn in allen bekannten Fällen, selbst bei der enormen Fettbildung milchender Kühe, reicht das Fett und Eiweiss der Nahrung aus, um das Fett zu liefern, die Wachsbildung der Bienen bei grossem Zuckergenuss lässt sich ebenfalls durch vorräthiges Eiweiss erklären, und die Mästung mit Kohlehydraten gelingt nur bei gleichzeitiger Eiweissfütterung (Voit, Weiske & Wildt). Fleisch kann etwa 11 pCt. seines Gewichts Körperfette liefern (Pettenkofer & Voit). Das aus Eiweisskörpern (wahrscheinlich in den Geweben) abgespaltene Fett zeigt keine anderen Ablagerungsstätten als das direct genossene; am stärksten geht es in das subcutane Gewebe über (Forster).

Sehr streitig ist auch die Theorie des Fiebers, d. h. eines pathologischen Zustandes mit vermehrtem Stoffumsatz (Gaswechsel und Harnstoffausscheidung) und erhöhter Temperatur. Es ist namentlich zweifelhaft ob die Temperaturerhöhung Folge oder Ursache des gesteigerten Umsatzes ist. Vgl. Cap. VI.

8. Der Stoffersatz durch die Nahrung.

a. Die Ernährungstriebe.

Der Ersatz der durch den Stoffverbrauch bedingten Verluste geschieht durch die Aufnahme der Nahrung und des Sauerstoffs; die letztere, continuirlich erfolgende, ist schon besprochen, die erstere geschieht in willkürlichen Intervallen, die jedoch meist so klein sind, dass Verdauung und Aufsaugung, wenigstens bei Tage, kaum unterbrochen werden. Angeregt wird die Aufnahme durch gewisse, noch nicht hinreichend erklärte Empfindungen, Hunger und Durst, welche das Bedürfniss des Organismus nach Nahrung anzeigen. Die Sinnesorgane, in denen sich das Bedürfniss des Gesammtorganismus als Empfindung geltend macht, sind gewisse Theile des Verdauungsapparats.

Der Durst, ein Gefühl von Trockenheit und Brennen im Schlunde, wird hervorgerufen durch Wassermangel der Gaumen- und Rachenschleimhaut. Dieser Wassermangel ist gewöhnlich eine Theilerscheinung allgemeinen Wassermangels im Organismus, kann aber auch örtlich durch Austrocknung (Durchstreichen trockener Luft) oder sonstige Wasserentziehung (Genuss hygroscopischer Salze) entstehen. Gestillt wird das Gefühl gewöhnlich durch örtliche Befeuchtung der genannten Theile, welche meist durch Trinken geschieht, so dass zugleich der Gesammtorganismus Wasser erhält; — aber auch anderweite Wasserzufuhr (z. B. durch Einspritzen von Wasser in die Venen) löscht den Durst, entsprechend seiner Entstehung durch allgemeinen Wassermangel.

Der Hunger dagegen, eine drückende, nagende Empfindung des Magens und bei höheren Graden auch des Darms, kann nicht als der Ausdruck örtlichen Substanzmangels, etwa der Magen- und Darmhäute, als Theilerscheinung allgemeinen Nahrungsbedürfnisses, betrachtet werden; sondern es ist, wie es scheint, eine Empfindung von Leere im Verdauungsapparat, deren Zustandekommen noch vollkommen dunkel ist; wenigstens wird er durch Anfüllung selbst mit unverdaulichen Dingen gestillt. Später tritt freilich in diesem Falle eine vom gewöhnlichen Hunger verschiedene, ganz räthselhafte Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfniss ein.

Die Nerven, welche das Durstgefühl vermitteln, sind wahrscheinlich die des Gaumens und Rachens (Trigeminus, Vagus, Glossopharyngeus) oder einzelne derselben, die für den Hunger sind noch gänzlich unbekannt. Durchschneidung der Vagi, der Splanchnici hebt die Fresslust bei Thieren nicht auf.

b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Die Elemente der Nahrung müssen im Allgemeinen dieselben sein wie die Körperelemente (p. 8), wenn sie den Verlust der letzteren ersetzen sollen. Indessen genügt die Zuführung dieser Elemente im isolirten Zustande nicht zur Ernährung, weil sie theils zur Aufnahme in das Blut untauglich sind, theils wenn sie auch aufgenommen sind, doch ihre Synthese zu den chemischen Verbindungen, welche sie ersetzen sollen, im Organismus nicht ausführbar ist. Es können daher als Nahrungsstoffe im Allgemeinen nur chemische Verbindungen benutzt werden, und zwar nur solche, die die folgenden Bedingungen erfüllen: 1. die Verbindung muss zur Aufnahme in das Blut oder den Chylus direct oder nach der Vorbereitung durch die Verdauungsvorgänge geeignet (verdaulich) sein; 2. sie muss einen unorganischen oder organischen Bestandtheil des Organismus direct ersetzen oder im Körper in einen solchen sich verwandeln, oder als Ingrediens zum Aufbau desselben verwandt werden können; 3. weder sie selbst, noch eines ihrer etwaigen Umwandlungsproducte darf Eigenschaften besitzen, welche den Bestand oder die Thätigkeiten irgend eines Körperorgans beeinträchtigen (derartige Stoffe werden Gifte genannt).

Kaum ein einziger der Nahrungsstoffe wird für sich allein, fast alle werden in gewissen natürlichen Gemengen genossen, welche man Nahrungsmittel nennt; es sind meist pflanzliche oder thierische Gewebe oder Theile von solchen. Auch diese werden meist noch künstlich mit einander vermischt und, theils zur leichteren Verdauung, theils zur Erhöhung des Wohlgeschmacks, auf mannigfache Weise zubereitet. Solche zubereitete Gemenge von Nahrungsmitteln nennt man Speisen.

Bei der Mischung von Nahrungsmitteln zu Speisen ist die Zufügung eines sog. Gewürzes das Wesentlichste, d. h. eines Stoffes, der durch gewisse reizende Eigenschaften zur reflectorischen Anregung der Absonderung der Verdauungssäfte (Speichel, Magensaft etc.) besonders geeignet ist; das gewöhnlichste Gewürz ist das Kochsalz (welches aber auch als Nahrungsstoff eine Rolle spielt, s. p. 156 f.). Die Zubereitungen der Speisen (Kochen, Braten, Backen etc.) haben besonders zum Zweck, der Verdauung durch Vorwegnahme einiger ihrer Verrichtungen, z. B. durch Lösung des Löslichen, Löslichmachen des Unlöslichen, Auflockern des Compacten, Zersprengen unverdaulicher Hüllen, Vorschub zu leisten.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, zerfallen die Nahrungsstoffe in zwei natürliche Gruppen, welche beide nothwendig in der Nahrung vertreten sein müssen. Die erste, welche zum Ersatz unoxydabler Körperbestandtheile dient, ist die unorganische Nahrung und besteht wesentlich aus Wasser und Salzen; die zweite, zum Ersatz der oxydirbaren Körperbestandtheile dienende, welche also oxydirbar sein muss, ist die organische Nahrung. Diese stammt, wie alle organischen Stoffe, unmittelbar oder mittelbar aus der Pflanze; denn auch die organischen Bestandtheile des Thierkörpers sind auf pflanzliche zurückzuführen, weil auch das fleischfressende Thier sich direct oder jedenfalls in letzter Instanz von Pflanzenfressern nährt.

Die mannigfachen organischen Verbindungen von C, H, N, O, S u. s. w., die in der Pflanze sich bilden, sind nur zum geringsten Theile wirkliche Nahrungsstoffe, weil viele von ihnen die oben angegebenen Bedingungen nicht erfüllen. Die von den Nahrungsstoffen unter ihnen herstammenden thierischen Stoffe müssen, wie sich leicht ergiebt, zum grössten Theile wieder als Nahrungsstoffe dienen können; indessen sind diese wieder um so werthlosere Nahrungsstoffe, je höhere Oxydationsstufen sie sind; so sind z. B. Harnstoff, Kreatin, Xanthin keine Nahrungsstoffe, da der Organismus sie nicht weiter oxydiren kann, sondern fast unverändert ausscheidet.

Für die theoretische Entscheidung, ob eine Substanz ein Nahrungsstoff sei, sind unsre jetzigen Kenntnisse des Stoffumsatzes und der synthetischen Fähigkeiten des Organismus (vgl. p. 145) nicht ausreichend. Man ist also durchaus auf die Erfahrung angewiesen, d. h. einerseits auf die Analyse der gebräuchlichen Nahrungsmittel unter Berücksichtigung ihrer Ausnutzung, d. h. des nicht im Koth wiedererscheinenden Antheils, andrerseits auf die oben angeführten Wirkungen der Stoffe auf den Stoffverlust des Körpers.

So ergeben sich als wichtigste Nahrungsstoffe: 1. Wasser; 2. Mineralstoffe, in welchen besonders Natrium, Kalium, Calcium, Eisen, Phosphorsäure und Chlor vertreten sein muss; 3. Eiweissstoffe; 4. Fette; 5. Kohlehydrate. Die beiden letzteren können (vgl. p. 155 f.) bei sehr starker Eiweisszufuhr entbehrt werden, und sich gegenseitig vertreten, sind aber eben wegen der Eiweissersparniss nützlich; eine ähnliche Bedeutung hat auch Leim und Collagen, welche jedoch wie Fette und Kohlehydrate das Eiweiss nicht entbehrlich machen.

c. Die wichtigsten Nahrungs- und Genussmittel.

1. *Trinkwasser*, enthält ausser Wasser stets gelöste Salze, besonders Kalksalze, und Gase, besonders Luft und Kohlensäure.

2. *Fleisch* (Muskeln), enthält ausser Wasser und Salzen (bes. Kalisalze) von wesentlicheren Nahrungsstoffen mehrere theils lösliche, grösstentheils aber unlösliche Eiweisskörper, leimgebendes Gewebe, wenig Lecithin (von den intramuscularen Nerven?), Fette, ausserdem einige „Extractivstoffe", welche theils wohlschmeckend sind (Osmazom), theils schwach aufregende Wirkungen zu haben scheinen (Kreatin etc.). — Es wird genossen: 1) roh; 2) mit Wasser gekocht; das Extract, die Fleischbrühe, enthält hauptsächlich Leim, die Extractivstoffe, die Salze (welche durch ihren Kaligehalt der concentrirten Brühe eine erhebliche Wirkung auf das Herz verleihen, Kemmerich), und etwas oben schwimmendes Fett; die Eiweisskörper sind im heissen Wasser unlöslich und bleiben vollständig im Fleisch, wenn dieses sofort mit heissem Wasser behandelt wird; wenn nicht, so geht das Albumin in das kalte Wasser über, gerinnt aber beim Erhitzen und wird mit dem „Schaum" entfernt; — das rückständige Fleisch enthält noch die meisten nahrhaften Bestandtheile (fast das ganze Eiweiss und Collagen, im erstgenannten Falle auch das Albumin), aber nicht mehr die wohlschmeckenden und die Salze; 3) gebraten, d. h. ohne oder mit möglichst wenig Flüssigkeit (Wasser oder Fett) stark erhitzt; so zubereitet behält das Fleisch seine sämmtlichen Bestandtheile, und es entstehen, besonders an der Oberfläche, einige braune, empyreumatische, angenehm riechende und schmeckende Stoffe.

3. *Milch* (vgl. p. 120), enthält Eiweisskörper (Albumin, Casein), Fette (Butter), wahrscheinlich Lecithin, ferner Kohlehydrate (Milchzucker), Wasser und sehr viele Salze. Sie wird frisch oder sauer genossen; ferner die für sich dargestellte Butter; endlich der Käse, d. h. das durch (spontane) Säuerung der Milch oder durch Magensaft (Labmagen von Kälbern) ausgefällte Casein, welches einen grossen Theil der Fette in sich einschliesst; beim Aufbewahren verändert sich der Käse in einer der Verdauung analogen Weise, indem er (durch Peptonisirung und weitere Spaltung des Caseins) weich und durchscheinend wird („Reifen" des Käses, wobei eine Fettbildung aus Casein stattfinden soll und Leucin und Tyrosin entstehen). Ueber Molken s. p. 120.

4. *Eier*. Das Weisse enthält eine concentrirte Albuminlösung; der Dotter Eiweisskörper, viel Lecithin, Cholesterin und Fette, ferner Zucker. Beim Erhitzen coagulirt das Weisse compact, das Gelbe krümelig.

5. *Getreidekörner* (Weizen, Roggen, Mais, Gerste, Reis, Hafer u. s. w.), enthalten Eiweisskörper (Albumin, Kleber, Pflanzenfibrin, in Wasser unlöslich), ein Albuminoid (Pflanzenleim), Lecithin, Spuren von Fett, in grosser Menge Stärke, daneben, besonders im Keimungszustand, ein zuckerbildendes Ferment (Diastase). Das zermahlene und von der Rinde (Kleie) befreite Getreide, das Mehl, wird hauptsächlich zur Bereitung des Brodes verwandt. Beim Anrühren des Mehls mit Wasser entsteht eine durch den Kleber zähe Masse, der Teig, welchen man auf irgend eine Weise lockert und dann stark erhitzt; das Lockern geschieht durch Kohlensäureentwicklung, indem man im Teige erst einen Theil der Stärke durch die Diastase in Dextrin und Zucker übergehen lässt und letzteren danach durch Zusatz von Hefe oder Sauerteig in alkoholische Gährung überführt; der ge-

lockerte Teig wird dann (auf etwa 200°) erhitzt, wobei zugleich der Alkohol entweicht; neuerdings treibt man statt der Gährung auch künstlich Kohlensäure in den Teig ein. — Ein anderes Getreideproduct ist das Bier, ein wässeriges Decoct gekeimten und erhitzten, daher sehr dextrin- und zuckerreichen Getreides (Malz); das Decoct wird durch Hefe in alkoholische Gährung übergeführt; das Bier enthält hauptsächlich Dextrin, Alkohol, zugesetzte Bitterstoffe (Hopfen) und absorbirte Kohlensäure; es ist das alkoholärmste der berauschenden Getränke (2—8 pCt.). Durch Destillation des Bieres und ähnlicher gegohrener Getreide- oder Kartoffel-Decocte (Schlempe) erhält man alkoholreichere Getränke (Branntwein).

6. *Leguminosenfrüchte* (Erbsen, Bohnen, Linsen u. s. w.), enthalten viel Eiweissstoffe (Legumin), ausserdem Lecithin und Stärke. Sie werden meist gekocht genossen (wobei die Stärke zu Kleister aufquillt); zur Brodbereitung eignen sie sich nicht, weil sie wegen des Mangels an Kleber keinen zähen Teig geben.

7. *Kartoffeln*, enthalten neben sehr wenig Eiweiss hauptsächlich Stärke.

8. *Zuckerhaltige Früchte (Obst)*, enthalten Zuckerarten, Dextrin, Pflanzengallerte, sehr wenig Eiweiss, ferner organische Säuren (Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure u. s. w.). Viele, besonders die Weintrauben, liefern durch Gährung des ausgepressten Saftes alkoholische Getränke, Weine.

9. *Grüne Pflanzentheile* (Blätter, Stengel u. s. w.) und Wurzeln enthalten hauptsächlich Stärke, Dextrin, Zucker, wenig Eiweissstoffe.

Alle pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten der Hauptsache nach Cellulose, welche für Menschen und Fleischfresser völlig oder beinahe unverdaulich, für Pflanzenfresser aber möglicherweise ein sehr werthvoller Nahrungsstoff ist (vgl. p. 134).

Als Genussmittel bezeichnet man eine Anzahl Substanzen, welche nicht zum Ersatz von Stoffverlusten dienen, sondern wegen ihres angenehmen Geschmackes (wodurch auch die Verdauung befördert wird, Gewürze, vgl. p. 165) oder wegen aufregender Wirkungen ziemlich allgemein genossen werden; hierher gehören die alkoholischen Getränke, der Caffee, Thee, Tabak u. s. w.

d. Quantitativer Nahrungsbedarf.

Ueber die nothwendige tägliche Menge der einzelnen Nahrungsstoffe für den Menschen lassen sich keine allgemeingültigen Zahlen, etwa pro Kilo Körpersubstanz, aufstellen, weil erstens der Organismus sich innerhalb gewisser Grenzen mit den verschiedensten Kostmaassen ins Gleichgewicht setzen kann, zweitens die zur Erhaltung eines gewissen Gleichgewichtszustandes erforderliche Nahrungsmenge von der Mischung der Nährstoffe abhängt, drittens der Nahrungsbedarf sehr wesentlich durch Constitution, Leistungsgrösse, Temperatur, Klima u. s. w. bedingt wird, auch bei noch wachsenden Individuen der Bedarf ein andrer ist als bei ausgewachsenen.

Man kann also höchstens aus einer grossen Anzahl von Beobachtungen annähernd normal ernährter Individuen ein mittleres Kostmaass annehmen, welches keineswegs eine normative Bedeutung hat. So ergiebt sich z. B. für 24 Stunden in grm. (nach Voit zusammengestellt):

Individuum	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	N	C	Autor
28j. Arbeiter (70 Kilo) . .	137	72	352	19,5	283	Pettenkofer & Voit.
Derselbe bei Arbeit	137	173	352	19,5	356	"
36j. Dienstmann	133	95	422	21	331	Forster.
40j. Schreiner	131	68	494	20	342	"
Junger Arzt	127	89	362	20	297	"
Junger Arzt	134	102	292	21	280	"
Kräftiger alter Mann . . .	116	68	345	—	—	"
Erwachsener, Normalration	130	—	—	20	310	Payen.
" "	119	51	530	18	337	Playfair.
Mann bei mittlerer Arbeit	130	40	550	20	325	Moleschott.
" " " "	120	35	540	19	331	Wolff.
Soldat, leichter Dienst . .	117	35	447	18	288	Hildesheim.
" im Felde	147	44	504	23	336	"
Niederländische Soldaten .	100	—	—	16	—	Mulder.

Als Mittelwerthe werden angegeben

	Forster	Voit
Wasser	2945,9	—
Eiweiss	131,2	118
Fette	88,4	—
Kohlehydrate . .	392,3	—
Stickstoff	20,3	18,3
Kohlenstoff . . .	312,2	328

Die letzteren 18,3 grm. N und 328 grm. C könnten repräsentirt sein (Voit) durch:

18,3 grm. N =		328 grm. C =	
Käse	272 grm.	Speck	450 grm.
Erbsen	520 "	Mais	801 "
Mageres Fleisch	538 "	Weizenmehl . .	824 "
Weizenmehl . .	796 "	Reis	896 "
Eier (18 Stück)	905 "	Erbsen	919 "
Mais	989 "	Käse	1160 "
Schwarzbrod . .	1430 "	Schwarzbrod . .	1346 "
Reis	1868 "	Eier (43 Stück)	2231 "
Milch	2905 "	Mageres Fleisch	2620 "
Kartoffeln . . .	4575 "	Kartoffeln . . .	3124 "
Speck	4796 "	Milch	4652 "
Weisskohl . . .	7625 "	Weisskohl . . .	9318 "
Weisse Rüben .	8714 "	Weisse Rüben .	10650 "
Bier	17000 "	Bier	13160 "

1300—1400 grm. Schwarzbrod wären also etwa eine Normalration.

Von grosser Wichtigkeit wäre es zu wissen, ob bestimmte Zwecke und Leistungen des Organismus bestimmte Nahrungsstoffe erfordern. Von diesem Gesichtspunct aus sind verschiedene Eintheilungen der

letzteren versucht worden. Als plastische Nahrungsstoffe wurden die für den Gewebsaufbau und -Ersatz unentbehrlichen Eiweissstoffe, als respiratorische die nur zur Verbrennung bestimmten N-freien Fette und Kohlehydrate bezeichnet (Liebig). Obwohl auch die Fette am Gewebsaufbau Theil nehmen, und andrerseits auch die Eiweissstoffe der Verbrennung direct anheimfallen und Fette sowie Kohlehydrate (Glycogen?) als Spaltungsproduct liefern, ist doch insofern etwas Richtiges an dieser Eintheilung, als die Eiweissstoffe eine stabilere und vorzugsweise zum Gewebsbestandtheil bestimmte Körpersubstanz darstellen, so dass besonders beim Wachsthum das Eiweiss eine relativ grössere Bedeutung gewinnt. Die weitere Ausdehnung dieser Eintheilung jedoch, nach welcher das Eiweiss zugleich dynamogen sein sollte, weil es als wesentlicher Bestandtheil des Muskelgewebes das Substrat der Muskelarbeit sein müsse, die N-freien Nährstoffe dagegen thermogen, d. h. nur zur Wärmeproduction verwendbar, ist als unrichtig erkannt, seitdem man weiss, dass die Muskelarbeit den Eiweissverbrauch nicht steigert (vgl. p. 158). So lässt sich also keine Beziehung zwischen einer Leistungsform und einer bestimmten Ernährungsart angeben, und der Arbeiter braucht nur im Allgemeinen mehr Nahrung als der nicht Arbeitende, aber keine besondere arbeitsfördernde Substanz.

Zur Widerlegung der Theorie von der dynamogenen Bedeutung der N-haltigen, und der thermogenen der N-freien Nährstoffe können noch folgende Umstände angeführt werden (M. Traube): 1. Auch bei sehr stickstoffarmer (pflanzlicher) Kost kann bedeutende mechanische Arbeit geleistet werden; die meisten Arbeitsthiere sind Pflanzenfresser, die Bienen sind bei blosser Honignahrung fortwährend in Bewegung. 2. Kaltblütige Thiere, und ebenso Thiere und Menschen in heissen Zonen, deren Wärmebildung somit nur geringfügig sein kann, leben dennoch zum grossen Theil von stickstoffarmer Pflanzenkost. 3. Fleischfresser haben trotz ihrer geringen Aufnahme an stickstofflosen Stoffen dennoch eine genügende Wärmeproduction, auch ohne etwa durch reichliche mechanische Arbeit sich die nöthigen stickstofflosen Spaltungsproducte zu verschaffen. 4. Endlich hat sich direct ergeben, dass die in einer bestimmten Zeit verbrauchten Eiweisskörper (aus der Harnstoffausscheidung berechnet) auch nicht entfernt ausreichen, um die in derselben Zeit geleistete Arbeit zu erklären, selbst wenn man ihre Verbrennungswärme übertrieben hoch annähme (Fick & Wislicenus, Frankland); hiermit steht im Einklang, dass in Gebirgsgegenden die Bewohner für anstrengende Touren als Proviant nur Speck und Zucker mitzunehmen pflegen.

Der Wasserbedarf ist in besonders hohem Grade von der perspiratorischen Wasserausscheidung, sowie von etwaigen harnvermehrenden Umständen (p. 114 f.) abhängig. In ersterer Hinsicht ist besonders

anzuführen, dass Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft, reichlicher Blutzufluss zur Haut (todte Haut verdunstet nur $^1/_6$ bis $^1/_5$ soviel als lebende, Erismann), und endlich Schweisssecretion die Wasserverdunstung steigern, in letzterer, dass Salzgenuss, Diabetes, Affecte die Harnabsonderung vermehren. Bei Polyurie ist unstillbarer Durst vorhanden. Auch intestinale Wasserverluste (Diarrhoen) steigern den Wasserbedarf.

Die Gesammtmenge der Nahrung ist bei vegetabilischer Kost, durch deren grossen Gehalt an unverdaulichem Ballast, beträchtlich grösser als bei animalischer.

In Folge dessen nimmt der Koth der Pflanzenfresser fast die Hälfte der Gesammtausgabe ein (Pferd 40—50 pCt., Valentin, Boussingault; Kuh 34,4 pCt., Boussingault); der der Fleischfresser ist dagegen sehr unbedeutend (Katze 1 pCt., Bidder & Schmidt); der der Omnivoren steht in der Mitte (Mensch 4—8 pCt., Valentin, Barral, Hildesheim; Schwein 19,9 pCt., Boussingault).

Zweiter Abschnitt.

Die Leistungen des Organismus.

Sechstes Capitel.

Die Wärmebildung und die thierische Temperatur.

1. Die Temperaturen des Körpers.

Dringt man mit dem Gefässe eines Thermometers möglichst tief in die Körpermasse ein (s. unten), so findet man beim Menschen, den Säugethieren und Vögeln eine hohe, sehr constante, von der der Umgebung fast unabhängige Temperatur; man nennt daher diese Organismen warmblütige oder gleichmässig warme (homöotherme). Bei den übrigen Thieren dagegen ist die Temperatur durchaus von der der Umgebung abhängig, und zwar nach längerem Aufenthalt in einer bestimmt temperirten Umgebung stets um einige Grade wärmer als letztere, wodurch auch bei diesen Thieren, welche man kaltblütige oder wechselwarme (pökilotherme) nennt, eine selbstständige Wärmebildung nachgewiesen ist.

Die Temperatur der Körperoberfläche des Warmblüters muss nothwendig stets gleich der der unmittelbar anliegenden Schicht des umgebenden Mediums sein, welches fast stets, auch im heissesten Sommer, kühler ist als die innere Körpermasse. Die Temperatur nimmt also von der Oberfläche zum Innern des Körpers zu, aber schon in mässiger Tiefe ist die eigentliche Körpertemperatur vorhanden. Zum Eindringen in diesen Bereich eignet sich die Einführung des Thermometers in den Mastdarm, die Scheide, weniger die Mundhöhle; ein der Ober-

fläche etwas nahe gelegener und deshalb etwas kühlerer, aber sehr bequemer Messort ist die sorgfältig durch Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle. Bei Thieren kann man durch die Jugularvene in den rechten Vorhof und selbst in die Cava inferior, durch die Carotis in die linke Kammer, geeignete Thermometer einführen.

Von sonstigen Messmitteln ist noch zu erwähnen: die Einführung von kleinen Maximumthermometern, d. h. mit Quecksilber gefüllten Glaskörpern in Darm oder Blutgefässe; die durchlaufene Maximaltemperatur ist diejenige, welche nachher nöthig ist um das noch vorhandene Quecksilber wieder bis an die Mündung auszudehnen (Kronecker); — ferner die Einführung eines Maximumthermometers in den Harnstrahl (Oertmann). — Zur Vergleichung zweier Temperaturen ist die thermoelectrische Methode sehr geeignet.

Die Messungen ergeben beim erwachsenen Menschen in der Achselhöhle 36,5—37,5° C. Bei grossen Säugethieren ist die Körpertemperatur ähnlich oder etwas niedriger, bei kleinen höher, bis gegen 40°. Bei Vögeln dagegen liegt sie stets über 40°, und kann bis 45° gehen.

Von den inneren Organen, deren Temperaturen ziemlich übereinstimmen, wird den Drüsen und Muskeln die höchste Temperatur zugeschrieben, besonders im Zustande ihrer Thätigkeit; sie sind dann wärmer als das Blut, wie sich aus der höheren Temperatur ihres Venenblutes im Vergleich zum Arterienblute ergiebt. Die Bluttemperatur selbst ist im rechten und linken Herzen nicht immer gleich doch wird von den Einen dem rechten, von Anderen dem linken Herzen höhere Temperatur zugeschrieben (s. unten sub 3).

Die Haut*) ist stets kühler als das Körperinnere, und wie schon erwähnt sehr vom umgebenden Medium abhängig. Ausserdem aber schwankt ihre Temperatur ungemein durch circulatorische Verhältnisse; sie steigt durch reichlicheren und sinkt durch spärlicheren Blutzufluss, und kann als Maass für die Geschwindigkeit des cutanen Blutstroms, also namentlich für die Weite der Hautgefässe benutzt werden (vgl. p. 64). Die Hitze entzündeter Hautstellen ist niemals über der Blutwärme, rührt also nur von Hyperämie her (Hunter). Die näheren Bedingungen der Temperatur einzelner Hautstellen (Nerveneinfluss, Lage des Gliedes etc.) ergeben sich also aus der Kreislaufslehre.

Die zeitlichen Veränderungen der inneren Körpertemperatur sind sehr gering. Vor Allem ist die äussere Temperatur von gar keinem oder (Bonnal) sehr geringem Einfluss; der früher behauptete

*) Die Achselhöhlentemperatur darf nicht als Hauttemperatur aufgefasst werden, sondern annähernd als Temperatur der inneren Körpermasse (vgl. oben).

sehr geringe Einfluss des Klimas (J. Davy) wird neuerdings bestritten (Boileau, Pinkerton). Erheblicher sind die functionellen Schwankungen. Namentlich steigt die Innentemperatur durch Muskelbewegung, Verdauung, nach Einigen auch durch geistige Anstrengung und Aufregung. Ausserdem zeigt sich auch bei Ausschluss der Bewegung und der Mahlzeiten eine tägliche Schwankung der Temperatur. Das Minimum liegt nach Mitternacht und dauert bis 3 Uhr, nach Andern bis 7 Uhr früh; in unregelmässiger Weise pflegt dann die Temperatur bis Nachmittag zu steigen, und zwischen 2 und 4 Uhr das Maximum zu erreichen, welches bis gegen 9 Uhr Abends anhält; dann Sinken bis nach Mitternacht.

Bei Hungernden (vgl. p. 153), bei chronisch Kranken, bei schwächlichen Constitutionen und bei Greisen ist die Temperatur erniedrigt, bei Kindern und Frauen meist etwas höher als bei erwachsenen Männern.

Die angegebenen zeitlichen, functionellen und constitutionellen Variationen betragen meist weniger als 1° C. Viel bedeutendere Veränderungen bedingt das Fieber (s. unten) und eine Anzahl Arzneistoffe und Gifte. Ueber das Verhalten der Temperatur nach dem Tode s. unten.

2. Die Quellen der thierischen Wärme.

Der Ursprung der thierischen Wärme kann nur in den chemischen Processen des Organismus gesucht werden, welche theils Verbrennungsprocesse, theils Spaltungen mit Sättigung stärkerer Affinitäten (p. 161) sind. Da in allen Geweben, mit Ausnahme der Hornsubstanzen, solche Processe stattfinden, so hat auch die Wärmebildung in allen Organen ihren Sitz, wenn auch in sehr ungleichem Maassstabe. Für Drüsen und Muskeln (vgl. Cap. III. und VII.) ist ferner eine Steigerung der Wärmebildung zu den Zeiten der Erregung nachgewiesen, in der Nervensubstanz ist dies bisher nicht mit Sicherheit gelungen.

Eine zweite Wärmequelle, welche jedoch auf die eben genannte chemische Quelle zurückführt, liegt in der Vernichtung mechanischer Arbeit durch Reibung. Bei jeder Muskelcontraction reibt sich der Muskel im Inneren und an seiner Umgebung, es reiben sich die Knochen in den Gelenken, die Sehnen in ihren Scheiden, die Haut an den Kleidern. Die ganze Herzarbeit, deren Betrag p. 54 f. geschätzt ist, wird durch die Reibung des Blutes im Innern und an den Gefässwänden in Wärme verwandelt, ebenso die Athmungsarbeit durch die Torsion der Rippenknorpel, die Reibung der Luft in ihren Canälen,

die Verdauungsarbeit durch die Reibung des Darmes und des Inhaltes im Digestionscanal, u. s. f. Nimmt man hinzu, dass auch die galvanischen Ströme der erregten Muskeln etc. sich in ihr Aequivalent von Wärme umsetzen, so ergiebt sich, dass die ganzen Leistungen des ruhenden Organismus schliesslich in Gestalt von Wärme auftreten, also calorimetrisch messbar sind.

Diese Messung geschieht am besten durch ein Wassercalorimeter, dessen Temperatur so genommen wird, dass sie vor dem Versuch etwa um ebensoviel unter der der Umgebung liegt, als nach dem Versuch über ihr; wodurch sich die durch die äussere Leitung bedingten Fehler möglichst compensiren. Das Calorimeter misst direct nur die Wärmeausgabe des Thieres; bei längeren Versuchen aber muss diese der Wärmebildung gleich sein, so dass diese mittelbar gemessen wird.

Für den Menschen existiren bisher solche calorimetrische Bestimmungen nicht; man sucht sie hier durch calorimetrische Messung der Wärmeausgabe eines bekannten Bruchtheils der Körperoberfläche, z. B. eines Unterschenkels, zu ersetzen (Leyden). Ueber Schätzungen aus dem Wärmehaushalt s. sub 3.

Zur Prüfung der Theorie muss die calorimetrisch bestimmte Wärmemenge, zu welcher im Falle äusserer Arbeit noch deren Wärmeäquivalent zu addiren ist, mit der aus den chemischen Processen des Körpers resultirenden verglichen werden. Es würde genügen, die verbrannten Substanzen und deren Verbrennungswärme zu kennen, da die Zwischenstufen, auf welchen die Verbrennung Halt macht, keinen Einfluss auf die resultirende Verbrennungswärme haben können, sondern nur Anfangs- und Endproducte des ganzen Processes bekannt zu sein brauchen. Sind die Endproducte noch nicht vollkommen verbrannt, so ist ihre Verbrennungswärme von der vollständigen Verbrennungswärme der Anfangsstoffe in Abzug zu bringen. Aber es ist sogar bisher unmöglich gewesen, die in dem Zeitraum eines calorimetrischen Versuches stattfindenden chemischen Umsetzungen auch nur in ihren Anfangs- und Schlusswerthen soweit quantitativ festzustellen, dass eine sichere Berechnung der Verbrennungswärme stattfinden konnte. Die Theorie der thierischen Wärmebildung stützt sich also im Wesentlichen nur auf das allgemeine Princip der Erhaltung der Energie.

Der früher, namentlich von Dulong & Despretz eingeschlagene Weg, die Wärmebildung aus dem während des Versuches verzehrten Sauerstoff und der gebildeten Kohlensäure zu berechnen (der calorimetrische Kasten diente zugleich als Respirationskasten, vgl. p. 75), ist theoretisch unrichtig. Denn wenn man den nicht in der Kohlensäure wiedererscheinenden Sauerstoff als zur Verbrennung von Wasserstoff verbraucht ansieht (wobei schon die Oxydation von S, P etc. vernachlässigt wird), so ist doch bekanntlich die Summe der Verbrennungswärmen des verbrannten C und H keineswegs identisch mit der Verbrennungswärme der oxydirten organischen Verbindungen. Man muss vielmehr diese Verbindungen und ihre Ver-

brennungswärme direct kennen. — Aber auch die Kenntniss der in einer bestimmten Zeit verbrauchten Nahrungsstoffe reicht nicht aus, da die Verbrennung dieser Stoffe ihrer Aufnahme keineswegs parallel geht. Dagegen lässt sich die Verbrennungswärme der einzelnen Nahrungsstoffe, sowie die der thierischen Endproducte wie Harnstoff, Kreatinin etc. (vgl. oben), mit genügender Sicherheit angeben, theils auf Grund directer calorimetrischer Verbrennungsversuche (Favre & Silbermann, Frankland), theils, bei den Stoffen von bekannter Constitution, durch Berechnung (Hermann). Es folgt hier die Verbrennungswärme einiger in Betracht kommender Substanzen, pro Gramm.

Eiweiss, vollständig verbrannt . .	4998 Calorien *)	(Frankland)
„ bis zu Harnstoff verbrannt	4263 „	
Mageres Rindfleisch, vollst. verbr.	5103 „	
„ „ bis zu Harnst.	4368 „	
Rinderfett	9069 „	
Stearin	9036 „	(Hermann)
Palmitin	8883 „	
Olein	8958 „	
Glycerin	4179 „	
Leucin	6141 „	
Kreatin	4118 „	
Harnstoff	2200 „	
Hippursäure	5433 „	

3. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der constanten Temperatur.

Den Wärmequellen stehen verschiedene Wärmeausgaben gegenüber, nämlich: 1. durch Strahlung von der freien Oberfläche des Körpers; 2. durch Leitung: a) an die die Körperoberfläche berührenden Gegenstände, welche kälter als der Körper sind, also besonders Luft und Kleidung; b) an die in den Körper aufgenommenen Stoffe, welche kälter als der Körper sind, also inspirirte Luft und Nahrung. Letztere Wärmeausgabe wird auch häufig so ausgedrückt, dass der Körper mit seinen Auswurfsstoffen (exspirirte Luft, Schweiss, Harn, Koth), welche sämmtlich die Temperatur des Körpers haben, Wärme ausgiebt; selbstverständlich läuft beides auf dasselbe hinaus, vorausgesetzt, dass Einnahmen und Ausgaben an Quantität und specifischer Wärme gleich sind, was im Allgemeinen zutrifft; 3. durch Verdunstung von den feuchten Schleimhäuten und der äusseren Haut (vgl. p. 78, 171); die Hautverdunstung wird ausserordentlich gesteigert durch die Schweissabsonderung, welche, wenn die Aussentemperatur der inneren nahe kommt, fast die einzige Wärmeausgabe darstellt. Ueber die Variabilität und die regulatorische Bedeutung dieser Ausgaben s. unten.

*) Die hier und im Folgenden vorkommenden Calorien sind die kleinen (entspr. der Erwärmung von 1 grm. Wasser um 1°).

Da die Wärmeabgabe hauptsächlich von der Oberfläche aus geschieht, so ist es klar, dass kleinere Individuen, deren Oberfläche im Verhältniss zur Körpermasse grösser ist, relativ mehr Wärme ausgeben, als grössere.

Das Verhältniss der einzelnen Wärmeausgaben ergiebt sich ungefähr aus folgenden Schätzungen für einen erwachsenen Mann in 24 Stunden (Helmholtz):

	Calorien	Procente der ganzen Ausgabe.
Erwärmung der Darmingesta	70157	2,6
Erwärmung der Athemluft	70032	2,6
Verdunstung von der Lunge	397536	14,7
Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Haut.	2162275	80,1
Summa der Ausgabe (= Einnahme):	2700000	100,0

In dieser Schätzung ist die Summe von 27000000 Calorien (1,388 Cal. pro Kilo und Stunde) aus dem Gaswechsel (vgl. p. 175) mit Einführung einer erfahrungsmässigen Correctur berechnet, die drei ersten Summanden direct geschätzt, und die Hautausgabe als Rest ermittelt. Der respiratorische Wärmeverlust gilt für 20° Lufttemperatur; bei 0° würde er auf das Doppelte steigen.

Die Uebertragung der Wärme von den wärmebildenden zu den wärmeausgebenden Organen, sowie die Temperaturausgleichung zwischen den Organen von verschiedenem Wärmebildungsvermögen geschieht, da das Wärmeleitungsvermögen der thierischen Gewebe sehr gering ist, hauptsächlich durch das Blut, welches alle Organe beständig durchströmt. So erklärt es sich, dass die Blutwärme die mittlere Körpertemperatur darstellt, und dass die Temperatur der Gewebe von der Circulation sehr wesentlich abhängt; die vorzugsweise Wärme bildenden Organe erwärmen das Blut, ihr Venenblut ist kühler als ihr Arterienblut, und sie werden um so mehr abgekühlt, je rascher sie durchströmt werden; bei der Haut ist es umgekehrt (vgl. p. 173). Die Wärmeausgleichung kann natürlich nur eine annähernde sein, daher die p. 173 erwähnten localen Temperaturunterschiede.

Bei den Lungen ist das thermische Verhalten streitig; die Angabe, dass sich in ihnen das Blut abkühle, und daher der Inhalt des rechten Herzens wärmer sei als der des linken (G. Liebig, Bernard u. A.), wird theils bestritten (Colin, Jacobson & Bernhardt), theils aus dem Anliegen der dünnwandigen rechten Herzhälfte an die warme Leber erklärt (Heidenhain & Körner). Jedenfalls kommt der Hauptheil der respiratorischen Wärmeausgabe nicht den Lungen zu (vgl. p. 75). Diejenigen, welche der Lunge Wärmebildung zuschreiben, leiten dieselbe von der chemischen Bindung des Sauerstoffs her; doch würde letztere bei ihrer Lockerheit nur äusserst wenig Wärme liefern, und ausserdem wohl durch die Entbindung der Kohlensäure thermisch compensirt werden. Der abkühlenden oder erwärmenden Wirkung der Lunge muss eine umgekehrte Gesammtwirkung der übrigen Organe auf das Blut entsprechen.

Die Erhaltung der constanten Körpertemperatur beruht auf einer Anzahl regulirender Einrichtungen, welche theils auf die Wärmebildung, theils auf die Wärmeausgabe einwirken.

1. *Unwillkürliche Regulationsmittel.* a) Die Wärmebildung betreffend. Im kalten Bade steigt die Innentemperatur (in der Achselhöhle gemessen), ehe sie sinkt, woraus man auf eine Vermehrung der wärmebildenden Processe durch die Kälte geschlossen hat (Hoppe, Liebermeister). Allerdings könnte gegen diesen Schluss eingewendet werden, dass möglicherweise die Verengerung der Hautgefässe im kalten Bade (s. unten) die Wärmeausgabe stärker vermindere als die äussere Kälte sie vermehrt, so dass eine Wärmeretention stattfände. Seitdem aber eine wirkliche Vermehrung des Stoffumsatzes durch Kälte für den Warmblüter zweifellos erwiesen ist (vgl. p. 158), kann auch über diese Art der Temperaturregulation kein Zweifel sein. Schon p. 158 ist bemerkt, dass das Kältegefühl der Haut wahrscheinlich die Muskelthätigkeit reflectorisch steigert (Pflüger), aber auch die übrigen Gewebe könnten betheiligt sein (vgl. p. 161). Bei den Muskeln ist es zweifelhaft, ob die erwähnte chemische Mehrleistung mit wirklicher Contraction verbunden ist; bei höheren Kältegraden aber empfindet man eine Art von Muskelspannung, und endlich tritt eine Art convulsivischer Contraction, das Schaudern und Zähneklappern, ein, deren erwärmende Wirkung sogar empfunden wird. — b) Die Wärmeausgabe betreffend. Vor Allem wird die Hautcirculation durch die gefässerweiternde Wirkung der Wärme beschleunigt (p. 64), und dadurch die Wärmeausgabe gesteigert, wenigstens so lange die äussere Temperatur unter der inneren liegt; umgekehrt wirkt Kälte gefässverengend, also den Wärmeverlust vermindernd. In gleichem Sinne, wenn auch viel schwächer, muss der pulsbeschleunigende Einfluss der Wärme (p. 51, 62) wirken. Auch dem athmungsbeschleunigenden Einfluss der Wärme (p. 89), namentlich der sog. Wärmedyspnoe (Cap. XI.), wird wegen der respiratorischen Wärmeausgabe eine regulatorische Bedeutung zugeschrieben. Die kräftigste Steigerung der Wärmeausgabe in der Hitze wird aber durch die Schweisssecretion hervorgebracht, und zwar auch bei äusseren Temperaturen, welche die Körpertemperatur übertreffen.

Auf rascher Verdunstung beruht auch die Fähigkeit, sich kurze Zeit in einem geheizten Backofen aufzuhalten, und die Hand vorübergehend in geschmolzenes Blei

zu tauchen; im letzteren Falle hindert die Dampfschicht den directen Contact, ähnlich wie beim Leidenfrost'schen Versuch.

2. *Willkürliche Regulationsmittel.* Die Anwendung derselben beruht theils auf sog. Instinct, theils auf Ueberlegung, beide durch Empfindungen dirigirt. Kälte steigert und Wärme vermindert das Hungergefühl und die Neigung zu Bewegungen; bei der wärmebildenden Wirkung der Verdauung, der reichlichen Ernährung und der Muskelarbeit ist die regulatorische Bedeutung klar. Beim Menschen spielt aber eine noch viel grössere Rolle die durch den Temperatursinn geleitete willkürliche Wärmediätetik durch Kleidung, Heizung, Bäder, Genuss warmer und kalter Getränke, u. dgl.; nur sie setzt den Menschen in den Stand, in allen Klimaten der Erde zu leben.

Das Wesen der Kleidung besteht in der Umgebung des Körpers mit stagnirenden und dadurch hautwarm werdenden und bleibenden Luftschichten; es kommt daher viel weniger auf den Stoff des Gewandes, als auf dessen Luftgehalt (Pelz, Wolle) und die Zahl der Schichten an. Bewegte Luft kühlt trotz des schlechten Wärmeleitungsvermögens rasch ab, selbst wenn sie nur wenig unter Hauttemperatur ist, und befördert namentlich beim Schwitzen die Verdampfung und in Folge dessen die Wärmeausgabe. Wasser kühlt bei gleicher Temperatur rascher ab als Luft. Ob auch Einflüsse auf das Strahlungsvermögen, welches ausser der Temperatur der Haut von ihrer Oberflächenbeschaffenheit abhängt, unter dem Einfluss der Circulation oder des Nervensystems stattfinden, ist unbekannt.

Auch die Regulation der Körpertemperatur ist nur eine annähernde, wie die p. 173 angeführten zeitlichen Temperaturschwankungen ergeben.

Abnorme Temperaturen treten auf, wenn entweder die Regulationsapparate nicht normal spielen, oder wenn Wärmebildung oder Wärmeausgabe dermassen von der Norm abweichen, dass die Regulationsmittel nicht ausreichen. Den wichtigsten dieser Fälle stellt das Fieber dar, ein pathologischer Zustand, in welchem 1. der Stoffumsatz (Respirationsgrössen und Harnstoffausscheidung) trotz verminderter Nahrungsaufnahme gesteigert, 2. die Körpertemperatur abnorm hoch (oft über 40°), 3. die calorimetrisch gemessene Wärmeproduction erhöht, 4. die Hauttemperatur der inneren näher ist als im gewöhnlichen Zustande. Die Theorie des Fiebers ist noch unklar; die Meisten sehen das Primäre in dem gesteigerten Stoffumsatz, der unmittelbar die Wärmeproduction steigern muss; es fragt sich nur, warum nicht gleichzeitig wie sonst die Wärmeausgabe sich compensatorisch steigert; der Grund hiervon wird theils in Lähmung der Schweisssecretion, theils in Contractionszuständen der Hautgefässe gesucht, welche letztere freilich nur im Fieberfrost nachweisbar sind, während sonst die Haut im Gegentheil, wie sub 4 erwähnt, heiss ist. Die Ursache sowohl des gesteigerten Stoffumsatzes als der abnormen Hautbeschaffenheit kann kaum anders als im Centralnervensystem gesucht werden.

Ein Einfluss des Nervensystems auf die wärmebildenden Processe ist an sich nicht unwahrscheinlich (vgl. p. 161) und bei Muskeln und Drüsen schon durch die functionellen Nerven gegeben; ferner wird die verminderte Temperatur gelähmter Glieder von Manchen aus ihm abgeleitet. Für centrale Vorrichtungen, welche die

wärmebildenden Processe beherrschen sollen, wird angeführt, dass nach traumatischen Rückenmarksdurchtrennungen (Brodie, Billroth, Quincke) und nach Durchschneidungen des Marks unter gewissen Umständen eine Temperaturerhöhung eintritt; da nun auf vasomotorischem Wege die Rückenmarkdurchschneidung eine Temperaturverminderung bewirken müsste, so schliesst man auf direct die Wärmeproduction beherrschende, im Mark verlaufende Fasern, welche sonach dieselbe hemmen müssten; das Hemmungscentrum würde danach im Gehirn zu suchen sein (Naunyn & Quincke); damit die Temperaturerhöhung auf Rückenmarkdurchschneidung hervortrete, muss die Steigerung der Wärmeausgabe in Folge der Lähmung der Hautgefässe durch warme Umhüllung der Thiere verhindert werden. Andere erhielten bei diesem Versuch keine Temperatursteigerung (Rosenthal), oder dieselbe trat schon durch das Blosslegen des Marks, also nur durch die Verwundung ein (v. Schroff). Auch nach Abtrennung des verlängerten Markes vom Pons, sowie nach Verletzungen dieser beiden Hirntheile zeigen sich Temperaturerhöhungen (Tscheschichin; Bruck & Günther; Schreiber), welche noch nicht hinreichend erklärt sind.

Vasomotorische Veränderungen der Körpertemperatur werden bewirkt: durch zahlreiche Gifte, welche die Gefässcentra reizen oder lähmen, ferner durch Reizung sensibler Nerven (Mantegazza), welche durch Vermittelung des verlängerten Markes die Gefässe der Haut erweitert (p. 67) und dadurch die Innentemperatur erniedrigt (Heidenhain). Manche Gifte, wie Chinin, Alkohol, erniedrigen die Temperatur anscheinend durch directe Verminderung des Stoffumsatzes (Binz).

4. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben.

Die angegebene mittlere Temperatur des Menschen und der Warmblüter scheint für das Zustandekommen der wichtigsten Lebensprocesse eine unerlässliche Bedingung zu sein. Man schliesst hierauf aus der Thatsache, dass selbst geringe Erhöhungen oder Erniedrigungen der Temperatur über die angegebenen Grenzen hinaus schon bedeutende Gefahren mit sich bringen. Die zahlreichen gährungsähnlichen Processe im Körper erklären diese Gefahren leicht; bei einer Temperatur von 42,6° C. soll ferner in den Gefässen Blutgerinnung eintreten (Weikart), bei 49° C. tritt Wärmestarre der Muskeln ein (s. d. folgende Cap.). Die untere Grenze, welche das Leben gefährdet, ist nicht genau bekannt.

Niedere pflanzliche Organismen können Temperaturen bis zu 60° ertragen (Hoppe-Seyler); gewisse Entwicklungsstadien von Bacterien werden sogar durch Siedehitze nicht gestört (Tyndall, Chamberland). Die untere Grenze liegt für Bacterien unter —87,5°, für Hefe unter —100° (Frisch). — Temperaturen bis an den Gefrierpunct werden von Kaltblütern anhaltend ertragen, doch hört ihr Stoffumsatz (p. 157) und ihre Leistungen nahezu auf. Warmblüter sterben durch Abkühlung, sobald ihre Temperatur auf eine gewisse Grenze (circa 19°) gesunken ist. (Vorher sinkt die Pulsfrequenz und die Darmbewegungen enorm, und die Centralorgane werden zu vielen Leistungen, z. B. Erstickungskrämpfen, unfähig; Horwath.)

Erreicht die Abkühlung diese Grenze nicht, so kann man die Thiere durch Wiedererwärmung aus dem soporösen (dem Winterschlaf entsprechenden) Zustand wieder erwecken. Erreicht die Abkühlung nicht 20—18°, so erwärmen sich die Thiere von selbst wieder, sobald sie aus der Kälte entfernt und in mittlere Temperatur gebracht werden. Auch unter dieser Grenze erfolgt die Erwärmung von selbst, wenn man künstliche Respiration einleitet (Walther; Horwath hat auf 5° abgekühlte Thiere durch blosse Erwärmung wieder in's Leben zurückgerufen).

Eine anhaltend sehr niedrige Temperatur haben die Winterschläfer zur Zeit ihres Schlafes. Hier ist sowohl die Wärmebildung auf ein Minimum reducirt, als auch die Wärmeausgabe, durch enorme Verlangsamung des Kreislaufs, sehr beschränkt.

Der Winterschläfer hat in seinem Verhalten eine ungemeine Aehnlichkeit mit dem Kaltblüter; auch bleiben seine Organe, ähnlich wie bei letzterem, nach dem Ausschneiden sehr lange functionsfähig. Künstlich lässt sich ein ähnlicher Zustand („künstliche Kaltblütigkeit") bei gewöhnlichen Warmblütern durch sehr allmähliche und anhaltende Abkühlung, bei welcher die Regulationsmittel versagen, erreichen (Bernard), z. B. durch Sauerstoffmangel im abgeschlossenen Luftraum, Ueberfirnissung der Haut (p. 78), Durchschneidung des Halsmarks (Bernard), Berieselung des Bauchfells mit verdünnter Kochsalzlösung (Wegner), Aufenthalt in kalter Umgebung (Israel).

Nach dem Tode sinkt die Körpertemperatur auf die der Umgebung herab. Zuweilen aber wird kurze Zeit nach dem Tode ein Ansteigen der Temperatur beobachtet. Diese postmortale Temperatursteigerung wird theils von der mit der Todtenstarre verbundenen Wärmebildung (vgl. Cap. VII.), theils von dem plötzlichen Aufhören der Wärmeausgabe durch die Hautcirculation, bei noch fortbestehenden chemischen Processen im Innern (Heidenhain), abgeleitet.

Siebentes Capitel.

Die Muskelbewegung und andere Bewegungsarten.

Die Einwirkung des Organismus auf die Aussenwelt beruht fast ausschliesslich auf seiner selbstständigen Bewegung, welche durch die vorübergehende Zusammenziehung der Muskeln in der Richtung ihrer Faserung bewirkt wird. Man unterscheidet nach dem anatomischen Bau zwei Arten von Muskeln, die quergestreiften oder

animalischen, and die *glatten* oder organischen. Erstere, deren Fasern eine feine und regelmässige Querstreifung besitzen, und, abgesehen von den Inscriptiones tendineae, durch die ganze Länge des Muskels hindurchgehen, sind überall da im Körper angebracht, wo energische Bewegungen vorkommen; mit wenigen Ausnahmen sind alle Bewegungen dieses Characters, somit die Thätigkeit der quergestreiften Muskeln, vom *Willen* abhängig. Die glatten Muskeln bilden dagegen Schichten in den Wänden der Eingeweide-Hohlorgane, mit kurzen, nicht quergestreiften, Spindelzellen, welche nicht bloss in der Querrichtung, sondern auch in der Längsrichtung der Zellen aneinandergereiht, und durchweg dem Willen entzogen sind.

Auch in den Eingeweiden kommen quergestreifte Muskeln vor, wo die Bewegung energisch ist, so im Herzen, in der Iris der Vögel, am Gaumen vieler Fische. Die sich träge bewegenden Klassen der Wirbellosen (Mollusken, Würmer, Echinodermen, Coelenteraten etc.) besitzen fast nur glatte Muskeln. Auch bei den Wirbelthieren und Articulaten sind die Muskeln im Embryo anfangs glatt, die Querstreifung stellt also einen höheren Entwicklungszustand des contractilen Gewebes dar. Bei Echinodermen, Würmern und Mollusken kommen auch *doppelt schräggestreifte* Muskelfasern an energischer sich contrahirenden Organen vor.

I. Die quergestreiften Muskeln.

1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe.

Von den mechanischen Eigenschaften des Muskels ist fast nur das Verhalten gegen *Längsdehnung* untersucht, welches vorzugsweise wichtig ist, weil jede Arbeit des Muskels ihn selber entsprechend dehnt. Der Muskel ist ein Gebilde von geringer aber sehr vollkommener Elasticität, d. h. er besitzt eine grosse Dehnbarkeit (wird durch geringe Belastung schon bedeutend verlängert), kehrt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Mit der Verlängerung nimmt natürlich der Querschnitt entsprechend ab, so dass das Volum annähernd dasselbe bleibt (es wird etwas vermindert, *Schmulewitsch*). Wie bei allen organisirten Körpern sind auch beim Muskel nicht, wie bei den unorganisirten, die Dehnungslängen den spannenden Gewichten proportional, sondern ein gleicher Spannungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist (*Ed. Weber*). Die Dehnungscurve, d. h. die Linie, welche man erhält, wenn man die dehnenden Gewichte als Abscissen und die Dehnungslängen als Ordinaten aufträgt, ist daher nicht wie bei den unorganisirten Körpern eine gerade Linie, sondern nähert sich einer Hyperbel (*Wertheim*). Im

lebenden Körper sind die Muskeln beständig etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, so dass sie bei Lostrennung von ihren Befestigungspuncten etwas zurückschnellen. Diese Anordnung hat den Vortheil, dass bei eintretender Contraction sofort die Befestigungspuncte einander genähert werden, ohne dass erst Zeit und Kraft zur Anspannung des schlaffen Muskels verloren wird. In den losgetrennten Muskeln findet man die Muskelröhren gewöhnlich nicht gradlinig ausgestreckt, sondern wellenförmig und im Zickzack gekrümmt.

Der Muskel zeigt in hohem Grade die auch anderen organischen Substanzen eigene Erscheinung der elastischen Nachwirkung, d. h. er nimmt sowohl bei Belastung als bei Entlastung die neue Länge sogleich nur annähernd, und erst nach einiger Zeit vollkommen an. Die Vollkommenheit der Elasticität gilt nur für den lebenden, nicht für den ausgeschnittenen Muskel. Die Elasticität des Muskels schützt denselben vor Zerreissungen bei plötzlicher Contraction, und mildert auch die Wirkungen auf andere Körpertheile, indem die Kraft sich theilweise aufspeichern und allmählicher ausgeben kann; etwa wie beim Windkessel der Pumpen und beim sog. Pferdeschoner.

2. Die Zusammenziehung des Muskels.

a. Die Formveränderung im Allgemeinen.

Die Muskelcontraction besteht in einer Verkürzung der Längsaxe (d. h. der Primitivröhren) und Verdickung im Querschnitt. Mit diesen Veränderungen ist jedoch nach vielen Autoren eine sehr geringe Volumverminderung, also eine Verdichtung verbunden. Bringt man nämlich Muskeln in ein geschlossenes, mit Flüssigkeit erfülltes und mit einer Steigröhre versehenes Gefäss, und veranlasst sie zur Contraction, so sinkt während derselben die Flüssigkeit in der Steigröhre (Erman, Valentin). Da man nicht sicher ist, ob die Muskeln nicht eingeschlossene Luftblasen enthalten, so ist der Versuch nicht streng beweisend.

b. Die microscopische Erscheinungsweise.

Die Querstreifung der Muskelfaser, welche auf regelmässiger Abwechselung hellerer und dunklerer, d. h. schwächer und stärker lichtbrechender Schichten beruht, wird bei der Contraction enger, bei der Dehnung breiter (Ed. Weber). Sind die Fasern im Zickzack gekrümmt, so strecken sie sich bei der Contraction.

Genaueres über Bau und Contraction der Muskelfaser lehrt die Untersuchung im polarisirten Lichte (Boeck, Brücke), welche die stärker lichtbrechenden Theile als anisotrop, und zwar positiv einaxig, mit longitudinaler Axenrichtung, erweist. Man sieht die Contraction

vorzugsweise an den anisotropen Theilen auftreten (Engelmann), welche kürzer und dicker werden, und sich zugleich einander nähern. Die optischen Constanten ändern sich bei der Verkürzung und Dehnung nicht (Brücke, Hermann).

Die Details des Muskelbaues sind in den anatomischen Werken nachzulesen. Hier kann nur das unmittelbar physiologisch Wichtige erwähnt werden. Die physiologischen Thatsachen sprechen gegen die Präexistenz aller in der todten Muskelfaser zuweilen sichtbaren longitudinalen und transversalen Membranen, also gegen die Eintheilung in sogenannte Muskelkästchen. Allgemeiner anerkannt ist die Präexistenz der Fleischprismen (Sarcous elements, Bowman), welche in transversaler Schicht die Muskelscheiben (Discs, Bowman), in longitudinaler Reihe die Fibrillen bilden. Die regelmässige Anordnung der Prismen ist bisher noch nicht erklärt, da die Zwischensubstanz den Bewegungen von Entozoen (Myoryctes Weismannii) keinen merklichen Widerstand bietet, also als flüssig betrachtet werden muss (Kühne).

Anisotropie, d. h. ungleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes je nach der Durchgangsrichtung, wird am besten durch den Gangunterschied erkannt, welchen die beiden aus einem einfallenden polarisirten Lichtstrahl hervorgehenden, zu einander senkrecht polarisirten Strahlen, der ordinäre und der extraordinäre, vermöge ihrer ungleichen Geschwindigkeit erlangen, und welcher um so grösser wird, je dicker die durchlaufene Schicht des anisotropen Körpers. Dieser Gangunterschied liefert leicht erkennbare Interferenzerscheinungen, wenn beide Strahlen (welche wegen ihrer verschiedenen Schwingungsrichtung nicht mit einander interferiren können) wieder zu gleicher Schwingungsrichtung gebracht werden, am besten durch ein (analysirendes) Nicol'sches Prisma, welches von beiden Strahlen nur diejenige Componente hindurchlässt, welche auf seine eigene Schwingungsrichtung fällt. Der zu untersuchende Körper muss also zwischen einen polarisirenden und einen analysirenden Nicol gebracht werden, am besten so, dass die Schwingungsebenen beider Nicols zu einander senkrecht stehen, und die optische Axe des anisotropen Körpers mit beiden Winkel von 45° bildet. Der Körper zeichnet sich dann im dunklen Gesichtsfelde durch Helligkeit oder (in weissem Lichte) Farbenerscheinungen aus, welche von der durchlaufenen Schichtdicke abhängen. Da letztere bei einer einzelnen Muskelfaser zu gering ist um erhebliche Interferenzerscheinungen zu machen, bringt man gewöhnlich eine doppeltbrechende (Gips- oder Glimmer-) Platte von solcher Dicke und Lage zwischen die Nicols, dass das Gesichtsfeld in der sog. Teinte de passage erscheint, d. h. in derjenigen (braunrothen) Interferenzfarbe, welche durch einen geringen positiven oder negativen Zuwachs an Gangunterschied am merklichsten (in Gelb oder Blau) verändert wird, so dass die aufgelagerte Muskelfaser nunmehr in andrer Farbe erscheint.

Man findet so (Brücke, Krause, Hensen, Flögel, Merkel, Engelmann u. A.), dass die Muskelfaser positiv anisotrop ist, d. h. in der optischen Axe die Geschwindigkeit am grössten (wahrscheinlich also die Substanzdichte am kleinsten) ist, dass sie ferner nur eine einzige und zwar mit ihrer Längsaxe zusammenfallende optische Axe hat, da Drehungen der Faser um ihre Axe nichts an den Erscheinungen ändern. Endlich ergiebt sich, dass nicht der ganze Faserinhalt, sondern fast nur die den Fleischprismen entsprechenden Schichten anisotrop sind, die

Zwischensubstanz im Wesentlichen isotrop; doch enthält auch diese noch schwach anisotrope Lagen zu beiden Seiten einer feinen als Quermembran q bezeichneten Linie, die sog. Neben- oder Endscheiben n. Die anisotrope Hauptschicht m m zerfällt ferner durch eine schwächer anisotrope Mittelscheibe s in zwei dicke Querscheiben m, wie Fig. 10 schematisch veranschaulicht, in welcher das weiss Gelassene isotrope Substanz darstellt. Von der queren Zerklüftung der Scheiben m m zu Fleischprismen ist in der Figur abgesehen.

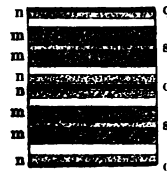


Fig. 10.

Bei der Contraction werden nicht allein alle Dimensionen in der Axenrichtung verkleinert und senkrecht dazu vergrössert, sondern man behauptet auch weitere Veränderungen; der Helligkeitsunterschied der isotropen und anisotropen Substanz schwindet, so dass der Inhalt homogen aussieht und kehrt sich sogar um (Flögel); dies ist mit einer Volumzunahme der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen verbunden, bei welcher erstere Wasser aufzunehmen scheint (Engelmann). Bei der Untersuchung im polarisirten Licht ändern sich die Farben gar nicht, wenn die Formveränderung bei der Reizung verhindert wird (Brücke), und bei wirklicher Contraction oder Dehnung nur soweit als der Dimensionsänderung entspricht (Hermann). Diese Unveränderlichkeit der optischen Constanten kann vor der Hand nicht anders erklärt werden als durch die Annahme, dass die anisotropen Schichten aus kleineren anisotropen Elementen (Disdiaclasten) zusammengesetzt sind, in deren veränderlicher Anordnung die Veränderung der Gestalt besteht (Brücke).

c. Die Zuckung.

Auf jeden einfachen, den Muskel treffenden Reiz entwickelt sich die Gestaltveränderung in Form eines schnell ablaufenden Vorgangs, den man eine Zuckung nennt. Die Verkürzung beginnt nicht sofort im Momente der Reizung, sondern es vergeht erst eine kurze Zeit (bis zu $^1/_{100}$ Secunde) ehe die Contraction anfängt, während welcher Zeit also der Muskel äusserlich in Ruhe bleibt: die Zeit der latenten Reizung. Dann beginnt die Verkürzung und steigt, zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, bis zu einem gewissen Maximum. Jetzt lassen die verkürzenden Kräfte allmählich nach und der Muskel wird durch die an ihm hängende Last zuerst schnell, dann langsamer wieder auf seine frühere Länge gedehnt (Helmholtz).

Der zeitliche Verlauf der Kraftentwicklung im Muskel nach der Reizung kann nach zwei Methoden ermittelt werden (Helmholtz):

1. Man lässt den (schwach belasteten) Muskel sich frei verkürzen, wobei die Hubhöhen den Verkürzungskräften proportional zuerst wachsen und dann abnehmen; der Muskel ist vertical aufgehängt und sein unteres Ende zeichnet mittels eines Hebelsystems mit Schreibstift seine Bewegung auf eine sich schnell mit constanter oder doch gesetzmässiger Geschwindigkeit horizontal vorüberbewegende Fläche, entweder den Mantel eines um eine verticale Axe rotirenden Cylinders (Helmholtz-sches Myographion) oder eine an einem langen Pendel befestigte ebene Platte

(Fick'sches Myographion). Es entsteht so eine Curve, deren Abscissen die Zeit, und deren Ordinaten die Verkürzungsgrössen darstellen. Damit an dieser Curve auch die latente Reizung messbar wird, muss der Moment des Reizes auf der Schreibfläche markirt sein; am einfachsten dadurch, dass die sich bewegende Fläche



Fig. 11.

selbst beim Durchgang durch eine bestimmte Stellung die Zuckung durch Oeffnung eines Contacts auslöst. — Fig. 11 stellt eine mit leichtem Schreibhebel gewonnene Zuckungscurve dar. Ra ist das Latenzstadium; die Curve zeigt bei c eine Trägheitsschwingung des Hebels; bei grösserer Hebelmasse treten mehrere solche ein, weil jeder Fall des Gewichts den elastischen Muskel dehnt. Die Curve erreicht wegen zu schwacher Last die Abscissenaxe nicht wieder (Verkürzungsrückstand bei d, s. unten).

Statt der Verkürzung kann man auch die Verdickung des Muskels ihre Curve aufzeichnen lassen (Aeby, Marey); dies ist auch am unverletzten Körper (bei lebenden Menschen) ausführbar. Die Dickencurve stimmt natürlich mit der Längencurve überein.

2. Man lässt die Zuckung nicht wirklich zu Stande kommen, sondern verhindert sie durch Gewichte; diese werden in einer Wagschale unter dem bei c gestützten Hebel d c so angebracht (Fig. 12), dass sie den Muskel in der Ruhe nicht dehnen können, aber an ihm hängen, sowie er sich verkürzen will. Jedes so angebrachte Gewicht („Ueberlastung") hält den Muskel so lange auf seiner Ruhelänge fest, bis die Verkürzungskraft (Energie) bis zu einem Werthe angewachsen ist, der

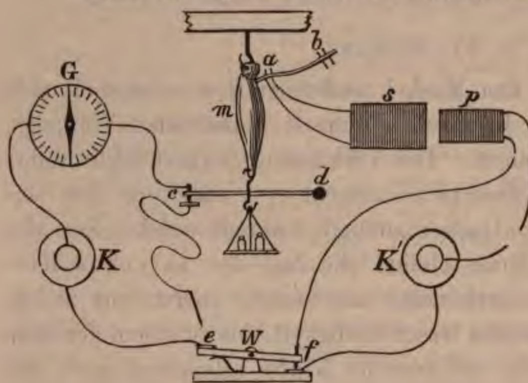


Fig. 12.

der Ueberlastung gleich ist; da die Verkürzungskraft sich successive nach der Reizung entwickelt, so ist die Zeit von der Reizung bis zur Abhebung der Ueberlastung von ihrer Unterlage, d. h. bis zur Lösung des Contacts bei c, um so grösser, je grösser die Ueberlastung ist. (Ist die Ueberlastung Null, so ist die bis zur Hebung verstreichende Zeit die der latenten Reizung.) Endlich kommt man zu einer Ueberlastung, welche überhaupt nicht mehr gehoben wird, welche also die Grenze darstellt, bis zu welcher die verkürzenden Kräfte sich entwickeln können (die sog. „absolute Kraft", s. unten). — Die Messung der Zeit vom Momente der Reizung bis zur Hebung der Ueberlastung, d. h. bis zur Lösung des Contacts bei c, geschieht nach der Pouillet'schen Methode, d. h. aus dem Ausschlag eines Galva-

nometers G, dessen Strom (Kette K) im Moment der Reizung geschlossen und durch die Oeffnung des Contacts c wieder geöffnet wird. Das Zusammenfallen der Schliessung des zeitmessenden Stromes mit der Reizung geschieht durch die Wippe W, an der das die Schliessung bewirkende Aufstossen des Griffels auf die Platte e zugleich den Contact f und somit den erregenden Strom K' öffnet, und hierdurch dem Muskel einen Oeffnungs-Inductionsstrom ertheilt (Helmholtz).

Trägt man die so gefundenen Zeiten als Abscissen, die ihnen entsprechenden Ueberlastungen als Ordinaten auf, so erhält man eine Energiecurve (Helmholtz), welche mit dem ansteigenden Theil der nach der myographischen Methode erhaltenen Curve übereinstimmt. Jedoch weicht die Myographioncurve wegen der Trägheit der am Muskel hängenden Last etwas von der Energiecurve ab (Klünder); durch geeignete Vorrichtungen lässt sich übrigens auch letztere direct graphisch gewinnen (Fick). Fig. 13 ist die Energiecurve eines Gastrocnemius, a b das Latenzstadium, die Zahlen unter der Abscisse Hundertstel Secunden.

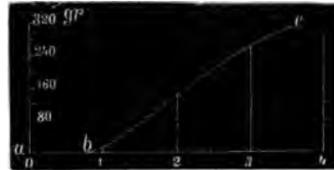


Fig. 13.

Gewisse Muskeln haben die Eigenthümlichkeit, dass ihre Zuckung sehr langsam abläuft, z. B. die Muskeln der Schildkröte, die rothen Muskeln des Kaninchens (Ranvier), ferner der Herzmuskel (Marey); letzterer bildet den Uebergang zu der ungemein langsamen Contraction der glatten Muskeln (s. unten). Kälte, Ermüdung u. s. w. verzögern den Ablauf der Zuckung (Valentin, Klünder, Funke) und vermindern die Grösse derselben (Volkmann). Das Latenzstadium, welches übrigens bei Ausschluss der elastischen Verzögerung (p. 183) sich bis auf 0,004 Sec. und weniger verkürzt (Gad), wird durch dieselben Schädlichkeiten vergrössert, und nimmt mit zunehmender Reizstärke ab (Lautenbach, Mendelssohn u. A.).

Die Rückkehr des Muskels zur ursprünglichen Länge geschieht nur dann vollkommen, wenn genügende dehnende Kräfte auf ihn wirken (Kühne, Hermann); vgl. Fig. 11. Der Verkürzungsrückstand ist aber ferner trotz dehnender Kräfte beträchtlich, wenn der Muskel stark ermüdet, oder der Erstarrung nahe, oder sehr heftig direct gereizt (Tiegel), oder durch Veratrin und einige ähnliche Gifte verändert ist (v. Bezold). Vgl. auch unten p. 190.

Folgen zwei Reize so schnell aufeinander, dass die vom ersten ausgelöste Zuckung beim Eintreten des zweiten Reizes noch nicht das Maximum der Verkürzung erreicht, wohl aber das Stadium der latenten Reizung überschritten hat, so setzen sich die Erfolge beider derartig aufeinander, dass eine stärkere Zuckung resultirt. Die Wirkung des zweiten Reizes erfolgt nämlich so, als ob die verkürzte Form, welche

der Muskel bei ihrem Eintritt bereits erreicht hat, seine natürliche wäre (Helmholtz); wie sich leicht ergiebt, kann das Maximum der Verkürzung unter den günstigsten Umständen sich hierbei verdoppeln, nämlich wenn der Zeitunterschied der beiden Reizungen gleich der Dauer der einfachen Zuckung bis zu ihrem Maximum ist. Da diese Zeit etwa $^1/_{20}$ Sec. beträgt, so ist eine rhythmische Reizung von etwa 20 Reizen p. Sec. in Bezug auf den Effect die günstigste (Sewall u. A.; vgl. auch sub d). In Fig. 14 stellen a b c und d e f die Curven in Folge der Reize r und r′ dar, und a g h i k die dem Gesetze entsprechende Superpositionscurve.



Fig. 14.

d. Die anhaltende Contraction.

Trifft eine Reihe von Reizen in kurzen Intervallen den Muskel, so hat derselbe zwischen je zweien nicht Zeit, sich wieder auszudehnen, und behält seine verkürzte Gestalt während der Reizungsreihe bei; diesen Zustand, bei welchem zugleich eine Verstärkung der Contraction durch Superposition stattfindet (s. oben), nennt man Tetanus. Alle andauernden Muskelcontractionen, wie sie so häufig im Körper vorkommen, sind als tetanische zu betrachten, d. h. sie werden durch eine Reihe schnell aufeinander folgender Reize hervorgebracht (Ed. Weber). Dies ergiebt sich aus den Erscheinungen des Muskelgeräusches: An einem nicht zu kleinen, in Tetanus versetzten Muskel (z. B. beim Menschen) hört man mit dem aufgelegten Ohr oder Stethoscop ein schwaches Geräusch, in welchem ein deutlicher Ton vorherrscht, das Muskelgeräusch oder den Muskelton (Wollaston). Die Schwingungszahl dieses Tones ist bei Anwendung tetanisirender Inductionsströme (s. unten) gleich der Zahl der Reizungen in der Secunde (Helmholtz). Da nun willkürlich tetanisirte Muskeln regelmässig einen bestimmten Ton (19,5 Schwingungen in der Secunde) geben, so muss die Zahl der Reizungen (von den motorischen Centralorganen ausgehend) bei willkürlichem Tetanus 19,5 in der Secunde sein (Helmholtz). Sehr bemerkenswerth ist, dass diese natürliche Reizfrequenz zugleich in Bezug auf Superposition nahezu die günstigste ist (s. oben).

Bei sehr schneller Aufeinanderfolge der Reize (über 224 bis 360 pro Secunde) entsteht bei gewisser Stärke derselben kein Tetanus

(Harless, Heidenhain), sondern nur der erste derselben bewirkt eine Zuckung (Anfangszuckung, Bernstein); Verstärkung der Reize macht Tetanus. Doch wird von Anderen behauptet, dass auch bei den höchsten Reizfrequenzen mit zuverlässigen Apparaten noch Tetanus erreicht wird (Kronecker & Stirling). Die niedrigste zum Tetanus erforderliche Reizfrequenz ist begreiflicherweise um so geringer, je länger die einzelne Zuckung dauert, also (vgl. oben) besonders gering bei abgekühlten, ermüdeten, rothen, und bei Schildkrötenmuskeln; der Herzmuskel ist zum Tetanus unfähig (vgl. p. 62).

Zum „Tetanisiren" eines Muskel eignen sich am besten oft wiederholte electrische Reize, z. B. durch fortwährendes Oeffnen und Schliessen eines electrischen Stromes. Näheres in der Nervenphysiologie. Zum Studium derjenigen Eigenschaften des thätigen Muskels, zu deren gehöriger Entwickelung eine einzelne Zuckung zu flüchtig ist, z. B. der chemischen Veränderungen bei der Thätigkeit, der Wärmebildung, der negativen Stromesschwankung am Multiplicator, dessen träge Nadel einem einzigen flüchtigen Impulse nicht folgt, ist es am zweckmässigsten, den Muskel zu tetanisiren.

Das Muskelgeräusch hört man am besten Nachts bei verschlossenen Ohren, indem man die Kaumuskeln contrahirt. Die Höhe des Muskeltons wurde früher (Natanson, Haughton, Helmholtz) zu 36—40 Schwingungen angegeben; nachdem es aber gelungen ist, ihn genau zu bestimmen (über die Methode s. unten), hat er sich zu 19,5 Schwingungen ergeben, so dass also der hörbare Ton der erste Oberton des eigentlichen Grundtons im Muskelgeräusch ist (Helmholtz). Die Abhängigkeit der Tonhöhe von der Anzahl der Reize ergiebt sich, wenn man seinen eigenen Masseter electrisch tetanisirt, mittels eines selbstthätigen Inductionsapparats, der in einem entfernten Zimmer steht; der Ton ist dann jedesmal gleich dem Ton der Feder des Apparats (Helmholtz). Die selbstständige Schwingungszahl eines von den Centralorganen aus tetanisirten Muskels wurde zum ersten Mal bemerkt an dem tiefen Geräusch, in welches ein durch electrische Reizung des Rückenmarks tetanisirtes Thier geräth (du Bois-Reymond); die Tonhöhe ist hier unabhängig von dem Ton der Feder des Apparats. An Froschmuskeln gelingt es, das Muskelgeräusch zu hören, wenn man sie belastet am Ende eines im Ohr steckenden Stabes aufhängt und tetanisirt. Sichtbar werden die Schwingungen, sobald man sie durch Resonanz auf eine Feder oder einen Papierstreifen von gleicher Schwingungszahl überträgt (Helmholtz). Merkwürdigerweise zeigt auch bei chemischer Reizung des Nerven der Muskel denselben tiefen Ton wie bei centraler Reizung (Bernstein), wofür noch keine genügende Erklärung existirt. — Die Dickenschwankungen tetanisirter Kaninchenmuskeln lassen sich aufschreiben und entsprechen der Reizzahl, bei Rückenmarkreizung aber dem natürlichen Muskelton (20 p. sec.); bei einer Reizzahl von 20 treten auch Längenschwankungen auf (Kronecker & Hall).

Andere Arten anhaltender Contraction kommen durch abnorme Verlängerung der Zuckung zu Stande; hier kann auf p. 187 verwiesen werden. Ausserdem bewirken constante Ströme, wenn sie durch den Muskel geleitet werden, eine anhaltende schwache Verkürzung (Wundt).

e. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern.

Wird nur eine beschränkte Stelle eines Muskels oder einer Muskelfaser durch einen Reiz in den thätigen Zustand versetzt, so pflanzt sich derselbe in Form einer schnell ablaufenden Welle über die ganze Länge der getroffenen Faser fort, und zwar nach beiden Richtungen. Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt für Froschmuskeln etwa 3 Meter (Bernstein, Hermann), für das Kaninchen 4—5 Meter (Bernstein & Steiner), dagegen für den Herzmuskel und für glatte Muskeln nur 10—50 mm. p. sec. (Engelmann, Marchand). Sie sinkt durch Abkühlung, und namentlich durch Ermüdung und Absterben, und durch die gleichen Umstände wird die Fortleitung auch immer unvollkommener, die Welle langt an entfernteren Puncten schwächer an (Bernstein). Diese Abnahme zeigt sich auch an ganz frischen ausgeschnittenen Muskeln, dagegen nicht am absolut normalen Muskel im lebenden Körper; hier ist auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit viel grösser, am lebenden Menschen etwa 10—13 Meter (Hermann); die obigen Werthe sind also sämmtlich zu klein (früher wurden sie noch viel kleiner angegeben). — Bei schon weit vorgeschrittenem Absterben bleibt die Contraction geradezu auf die Reizstelle beschränkt und bleibt hier zugleich (vgl. p. 187) sehr lange bestehen; diese locale Verdickung, welche beim Ueberfahren mit einem stumpfen Instrument über einen Muskel den Gang des Instrumentes durch einen langsam vergehenden Wulst ausprägt, wird idiomusculärer Wulst genannt. — Niemals geht eine Contraction von einer Faser auf eine benachbarte über.

Aus den letzten Paragraphen geht hervor, dass die Vollkommenheit und die Geschwindigkeit der Fortleitung des Contractionsvorganges in inniger Beziehung steht zu der Schnelligkeit seines localen Ablaufes.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction misst man (Aeby), indem man zwei von der Reizstelle verschieden entfernte Muskelstellen gleichzeitig ihre Verdickung aufschreiben lässt (p. 186) und die Differenz der Latenzzeiten aufsucht. Vergleicht man dagegen die Latenzzeiten der gleichen Muskelstelle bei naher und entfernter Reizung, so erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, die wahrscheinlich mit jener identisch ist (Hermann). Zu letzterer Messung lassen sich auch die galvanischen Vorgänge verwenden (s. unten sub 6b), und so sind obige Werthe für den lebenden Menschen gewonnen. — Ein idiomusculärer Wulst bildet sich an der Reizstelle auch durch heftige directe Reizung frischer Muskeln, obgleich die ganze Faserlänge mitzuckt, z. B. bei einem Schlage quer auf die Oberarmmuskeln.

f. Die Kraft, Verkürzungsgrösse und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung).

1. Die *Verkürzungskraft.* Die absolute Kraft misst man durch dasjenige Gewicht, welches, gleichzeitig mit der Reizung am Muskel angebracht, die Verkürzung gerade zu verhindern ausreicht, also der Verkürzungskraft das Gleichgewicht hält (Ed. Weber). Zur Messung führt von selber, wie p. 186 erwähnt, die Ueberlastungsmethode. Das gleiche Gewicht ist aber, wie man leicht findet, zugleich dasjenige, welches den contrahirten Muskel auf seine Ruhelänge zu dehnen vermag. Die Kraft ergiebt sich für gleiche Muskelgattung, wie leicht begreiflich, der Faserzahl proportional, d. h. bei parallelfaserigen Muskeln dem Querschnitt, bei schräggefaserten dem „physiologischen“ Querschnitt, d. h. einem Schnitte senkrecht zur Faserung; solche Muskeln (wie der Gastrocnemius) sind also im Verhältniss zu ihrer Dicke besonders kräftig. Vergleicht man die Kraft pro Querschnittseinheit, so zeigen sich die Muskeln der Warmblüter kräftiger als die der Kaltblüter, lebende und frische Muskeln kräftiger als absterbende und ermüdete. Für tetanisirte ausgeschnittene Froschmuskeln beträgt die Kraft pro Qu.-cm. bis 3 Kilo (Rosenthal), für willkürlich tetanisirte Muskeln des lebenden Menschen pro Qu.-cm. bis 10 Kilo (Henke & Knorz, Koster, Haughton).

Am Menschen geschieht die Kraftmessung nach folgendem Verfahren (Weber): Beim Erheben auf die Zehen, oder richtiger die Metatarsusköpfchen, ziehen die Wadenmuskeln am Tuber calcanei, d. h. an einem einarmigen Hebel, dessen Drehpunct in der Berührungsstelle zwischen Cap. metatarsi und Fussboden liegt; die Last (des Körpers) wirkt auf den Punct, in welchem die Schwerlinie des Körpers den Fuss trifft; beschwert man nun den Körper so lange mit Gewichten, bis das Erheben der Ferse vom Boden unmöglich ist, so ist die absolute Kraft der Wadenmuskeln gleich dem Moment der Last (Körper + Gewichte) dividirt durch die Länge des Hebelarms der Wadenmuskeln; dies Gewicht braucht nur noch auf die Querschnittseinheit reducirt zu werden. Den physiologischen Querschnitt eines Muskels findet man, wenn man sein Volum (= absol. Gewicht dividirt durch spec. Gewicht) durch die Länge der Fasern dividirt.

Während der Verkürzung selbst wird die Kraft des Muskels immer geringer, d. h. es genügen immer kleinere Gewichte, um die weitere Verkürzung zu verhindern; man braucht hierzu nur das obere Ende des Muskels soweit zu senken, dass er erst um ein Bestimmtes sich verkürzen muss um an die kraftmessende Ueberlastung anzugreifen (Schwann).

2. Die *Verkürzungsgrösse* ist bei sonst gleichen, unbelasteten Muskeln lediglich der Faserlänge proportional; schräggefaserte Muskeln (wie der Gastrocnemius) haben also im Vergleich zu ihrer Ge-

sammtlänge einen kurzen Hub, dafür aber einen um so kräftigeren (s. oben). Die maximale Verkürzung im Tetanus beträgt je nach der Muskelgattung 65—85 pCt. der Faserlänge (Ed. Weber).

Bei belasteten Muskeln ist die Verkürzung ausserdem von der Belastung abhängig; sie nimmt mit zunehmender Last bis Null ab. Das Gesetz dieser Abnahme kann für den Fall, dass die Verkürzung nicht mit Schleudern verbunden ist (s. unten), also z. B. für die tetanischen Zughöhen, aus folgender Betrachtung (Ed. Weber, Hermann) entnommen werden. Der unbelastete Muskel AB (Fig. 15) geht durch die Reizung in eine neue, kürzere und dickere natürliche Form Ab über. Verkürzt sich aber der Muskel mit einer Belastung p, so ist die Ausgangslänge diejenige, welche der ruhende Muskel AB durch diese Last p erhalten hat, und die erreichte Länge diejenige, welche der thätige Muskel Ab durch die gleiche Last erhält. Die Zughöhe ist also gleich der Längendifferenz der Formen AB und Ab, beide durch die Last p gedehnt.

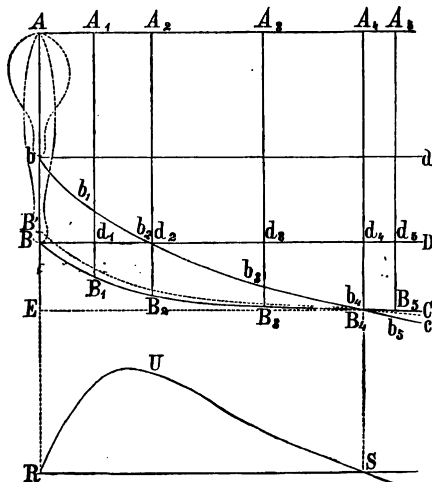


Fig. 15.

Wäre demnach BC die Dehnungscurve der Ruheform, bc diejenige der thätigen Form, so wären die Verticalabstände beider Curven die Zughöhen, z. B. $B_1 b_1$ die Zughöhe bei der Belastung B d_1, $B_3 b_3$ die Zughöhe bei der Belastung B d_3. Man sieht auch leicht, dass die Abscisse B d_2, bei welcher der belastete thätige Muskel so lang ist wie der unbelastete ruhende, die absolute Kraft darstellt (vgl. p. 191).

Eine Abnahme der Zughöhen mit zunehmenden Lasten findet nach dieser Theorie statt, wenn die Dehnungscurve b c steiler abfällt als die Dehnungscurve BC, so dass beide einander immer näher kommen; hierzu müsste die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser sein als die des ruhenden, was in der That der Fall ist (Ed. Weber). Wo beide Curven sich schneiden (Last B d_4), würde die Zughöhe Null, und darüber hinaus negativ; indessen wird von Anderen ein asymptotisches Anschliessen beider Curven angenommen, so dass keine Verlängerung durch Reizung stattfinden kann (A. Fick).

Die Schwann'schen Versuche (p. 191) messen gleichsam die absolute Kraft des Muskels in den verschiedenen Stadien seiner Verkürzung, also bei den Längen zwischen A B und A b (Figur 15); da nun die für die Länge $A_1 b_1$ gefundene Kraft dem Gewichte gleich ist, welches den thätigen Muskel A b auf die Länge $A_1 b_1$ dehnt, so entspricht sie der Abscisse B d_1. Man hat also in den Schwann'schen Versuchen ein Mittel, die Dehnungscurve des thätigen Muskels, wenigstens das Stück b b_2 derselben zu ermitteln (Hermann).

Da der Muskel elastisch ist, und daher bei der Zuckung zuerst sich selber etwas dehnt ehe er die Last bewegt (vgl. auch p. 187), nachher aber die aufgespeicherte Kraft ausgiebt, so hat der Zuckungshub etwas Schnellendes, und die Wurfhöhen sind daher grösser als die aus obigem Schema hervorgehenden Zughöhen.

Das Schnellen wird vermehrt, wenn man zwischen Muskel und Gewicht ein elastisches Band einschaltet (Hermann) oder den Hebel durch äquilibrirte Schwungmassen besonders träge macht oder ihn im Anfang der Zuckung durch einen Electromagneten festhält (Fick), vermindert dagegen durch sehr leichte Hebel und Anwendung von Spannfedern statt der Gewichte (Marey, Fick). Die gleichen Umstände vermehren und vermindern auch die Nachschwingungen des Hebels (vgl. p. 186).

3. Die *nutzbare Arbeit* des Muskels ist das Product aus der Verkürzungshöhe mit dem gehobenen Gewicht. Während des Tetanus ist sie also Null, d. h. es wird nur innere Arbeit verrichtet (vgl. unten sub 5.a). Mit zunehmender Last wächst die nutzbare Arbeit von Null bis zu einem bei einer mittleren Belastung stattfindenden Maximum und sinkt dann wieder auf Null herab, wie die Curve RUS Fig. 15 zeigt (Ed. Weber).

Ein grösserer Nutzeffect als bei constanter Belastung wird, wie die Theorie ergiebt, erreicht, wenn das Moment der Last während der Verkürzung abnimmt, was z. B. durch einen Winkelhebel bewirkt werden kann; viele Muskeln des Körpers sind so angebracht, dass sie während ihrer Contraction entlastet werden (Fick). Das Maximum des Nutzeffect für 1 grm. Froschmuskel beträgt nahezu 1 grm.-mtr. (Fick).

3. Die Erregung des Muskels.

a. Die directe und indirecte Erregbarkeit.

Die natürliche Erregung des Muskels geschieht stets durch Erregung seines Nerven, und zwar von den Centralorganen aus, durch Willen, Reflex u. s. w. Künstlich lässt sich aber der Muskel nicht bloss durch künstliche Erregung seines Nerven (indirect), sondern auch durch unmittelbare Einwirkung von Reizen (direct) zur Contraction bringen.

Da der Muskel von der Ausbreitung seines Nerven durchzogen

ist, wurde früher die Einwirkung directer Reize auf Erregung der intramusculären Nerven bezogen, und die directe Erregbarkeit des Muskels in Abrede gestellt, ohne dass hierzu ein positiver Grund vorlag. Unmittelbar wird jedoch die directe Erregbarkeit durch folgende Umstände bewiesen: 1. Die niederen contractilen Gebilde besitzen überhaupt keine Nerven. 2. Die Endstücke mancher Muskeln, z. B. des Frosch-Sartorius, sind nervenfrei und doch erregbar (Kühne). 3. Beim Ueberstreichen eines absterbenden Muskels mit einem stumpfen Instrument folgt die wulstförmige idiomusculäre Contraction (p. 190) durchaus dem Gange des Instrumentes und nicht der Ausbreitung der getroffenen Nervenfasern. 4. Muskeln, welche durch Durchschneidung und Degeneration ihrer Nerven (vgl. die Nervenphysiologie) oder durch Vergiftung mit Curare, welches die intramusculären Nervenendigungen in erster Linie lähmt (Bernard, Kölliker), entnervt sind, sind trotzdem noch direct erregbar.

b. Die direct erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen.

1. *Electrische Einwirkungen.* Der galvanische Strom bewirkt bei seiner Schliessung und Oeffnung eine Zuckung des Muskels, und zwar geht die Schliessungszuckung von der Cathode, die Oeffnungszuckung von der Anode aus, obgleich beide sich durch Leitung über die ganze Faserlänge erstrecken (v. Bezold, Biedermann). Ist der Strom streng senkrecht zur Faserrichtung gerichtet, so wirkt er nicht erregend (Hermann & Giuffrè). Sehr kurzdauernde Ströme wirken nur durch ihre Schliessung, Inductionsströme wie Schliessung eines gleichgerichteten Stromes, und der durch Curare entnervte sowie der ermüdete, degenerirende oder absterbende Muskel ist für dieselben überhaupt verhältnissmässig weniger erregbar (v. Bezold, Brücke u. A.)

Das electrische Erregungsgesetz für den Muskel ist hauptsächlich aus der Analogie mit dem Nerven aufgefunden, und konnte daher an dieser Stelle nicht auf inductivem Wege entwickelt werden. Der Nachweis desselben kann auf folgende Weise geschehen: 1. Bei absterbenden Muskeln, bei denen die Contraction sich überhaupt auf die Reizstelle beschränkt (p. 190), entsteht der Wulst bei der Schliessung an der Cathode, bei der Oeffnung an der Anode (Vulpian, Schiff). 2. Man befestigt einen Muskel AB (Fig. 16) in der Mitte bei C, ohne ihn zu quetschen, und lässt die untere Hälfte ihre Verkürzung an einem Myographion aufschreiben. Befindet sich die Cathode bei A, die Anode bei B, so fällt das Latenzstadium bei der Schliessungszuckung kürzer aus als bei der Oeffnungszuckung, weil bei ersterer die Reizung von A, bei letzterer von B ausgeht; bei umgekehrter Anordnung der Electroden ist der Erfolg umgekehrt (v. Bezold). Statt dessen kann man auch den Muskel horizontal in der Mitte befestigen, und beide Hälften mittels Rollen schreiben lassen (Hering). 3. Legt man die Electroden an die scharfen

Kanten eines platten, beinkleiderförmig gespaltenen Muskels (Fig. 17), so zuckt, bei mässigen Strömen, bei der Schliessung nur die Seite der Cathode, bei der Oeffnung nur die der Anode; zwar hat jede Faser ihre Anode und Cathode, die Dichte des Stromes ist aber nur in der Nähe der Eintrittsstellen zur Erregung hinreichend. Ist der Muskel ungespalten (Fig. 18), so krümmt er sich aus dem angegebenen Grunde bei der Schliessung (S) nach der Seite der Cathode, bei der Oeffnung O nach der der Anode (Engelmann). — Fällt bei electrischer Reizung die Cathode, resp. (bei der Oeffnung) die Anode auf künstlichen Querschnitt oder eine sonstwie geschädigte Stelle, so bleibt die Zuckung aus (Biedermann, Engelmann & van Loon).

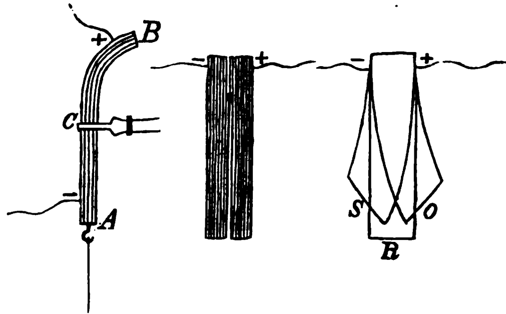


Fig. 16. *Fig. 17.* *Fig. 18.*

Die zuweilen während der ganzen Stromdauer anhaltenden schwachen Contractionen (Wundt, vgl. p. 189) beruhen auf abnormem Stehenbleiben des Schliessungswulstes, in Folge starker Reize oder Absterbezustandes; auch die Oeffnung führt oft zu einer dauernden, von der Anode ausgehenden Contraction (Biedermann).

Die Unwirksamkeit querer Ströme ist wegen der grossen Schwierigkeit des Ausschlusses longitudinaler Componenten nur annähernd erweisbar (vgl. auch beim Nerven).

Bei starken Strömen sieht man am Muskel eine Flüssigkeitsfortführung zur Cathode (Porret'sches Phänomen) und verwandte Erscheinungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Der galvanische Leitungswiderstand des Muskels ist in der Querrichtung über 9 mal so gross als in der Längsrichtung, der Längswiderstand etwa $2\frac{1}{3}$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers (Hermann). Die Theorie der electrischen Erregung s. beim Nerven.

Der electrische Strom hat auch eine Einwirkung auf die Erregbarkeit, welche in der durchflossenen Strecke erhöht wird in der Gegend der Cathode und herabgesetzt in der Gegend der Anode (v. Bezold). Diese (electrotonischen) Veränderungen sind vollständiger am Nerven entwickelt, und werden daselbst näher erörtert.

2. *Thermische Einwirkungen* verändern im Allgemeinen nur die Erregbarkeit, ohne zu erregen. Der Muskel des Kaltblüters ist zwischen 0 und 40° erregbar, um so mehr je höher die Temperatur, zugleich aber um so vergänglicher. Bei 40° verfällt er sogleich der Wärmestarre (s. unten sub 4.d). Die beim Gefrieren oder bei plötzlicher Einführung in heisse Flüssigkeiten eintretenden Zuckungen können chemischen Ursprungs sein.

Die Contractionen der ausgeschnittenen Iris unter Einwirkung von Wärme und auch von Licht (Brown-Séquard u. A.), rühren möglicherweise von intramusculären Nervencentren her.

3. *Mechanische Einwirkungen.* Plötzliche Dehnungen, Quetschungen, Durchschneidungen, Schläge bringen den Muskel zur Zuckung, bei heftiger Reizung zu bleibender Wulstbildung an der Reizstelle (p. 190). Mässige Dehnung erhöht die Erregbarkeit; starke mechanische Insulte schädigen sie bis zur Vernichtung.

4. *Chemische Einwirkungen.* Gegen chemische Veränderungen ist der Muskel sehr empfindlich; fast alle Flüssigkeiten vernichten schnell seine Erregbarkeit, am schnellsten die Säuren. Destillirtes Wasser bewirkt Zuckungen und dann Unerregbarkeit mit starker Quellung, erstere am stärksten bei Wasserinjection in die Blutgefässe (Ed. Weber, v. Wittich). Die einzigen unschädlichen Flüssigkeiten sind solche, welche dem Serum und der Lymphe nahestehen, auch ohne Eiweissgehalt, also z. B. Kochsalzlösungen von $\frac{1}{2}$—1 pCt. (Kölliker). Bei der Prüfung der erregenden Wirkungen von Flüssigkeiten ist die Anwesenheit von Muskelquerschnitten zu vermeiden (Hering; den Grund s. unten sub 6.a); erregend wirken (Biedermann) alkalische Natronsalzlösungen, Alkohol, Sublimat u. s. w., und zwar häufig in Gestalt rhythmischer Zuckungen des hineingeworfenen Muskels (vgl. auch p. 62); sehr geringe Mengen dieser Substanzen steigern zugleich die Erregbarkeit (Biedermann), während Säuren, Kalisalze, Fleischbrühe sie vermindern (J. Ranke).

5. Die *Einwirkung des Nerven* beruht auf dem meist plattenförmigen Nervenendorgan, über dessen Physiologie bisher Nichts weiter bekannt ist, als dass es durch viele den Muskel treffende Schädlichkeiten, wie Curare, den Stenson'schen Versuch (s. unten), Absterben, pathologische Zustände, leichter geschädigt wird als die Muskelsubstanz, so dass die indirecte Erregbarkeit und die Empfindlichkeit gegen Inductionsströme (p. 194) geschädigt wird, während die directe Erregbarkeit noch bestehen bleibt.

c. Die Beziehungen zwischen Reiz und Erregungsgrösse.

Die durch die Reize ausgelösten Muskelarbeiten sind offenbar der Reizarbeit nicht äquivalent, sondern nur durch den Reiz ausgelöste selbstständige Spannkräfte des Muskels. Jedoch löst jeder Reiz nur einen kleinen Bruchtheil der vorräthigen Spannkraft aus, welcher mit seiner eigenen Grösse wächst und ausserdem mit dem Erregbarkeitszustande des Muskels. Die Reizerfolge lassen sich durch die Hubhöhen bei gegebener Last, oder auch durch die ausgelöste absolute Kraft messen; weniger leicht die Reize selbst, da es selbst bei dem

exactesten Reizmittel, dem Strom, nicht auf die Intensität, sondern den zeitlichen Verlauf ankommt (vgl. unter Nervenphysiologie). Die Erfolge treten überhaupt erst von einer gewissen Reizintensität ab (Schwellenwerth) auf, und wachsen anfangs schnell, dann langsamer bis zu einem gewissen Maximum (Hermann).

Nach einer anderen Angabe (Fick) wachsen die Erfolge von der Reizschwelle ab gradlinig bis zum Maximum, bleiben auf diesem, erreichen aber, wenigstens für indirecte Reizung, bei sehr starken Reizen ein zweites Maximum; diese „übermaximalen" Reize werden jedoch von anderen auf Fehlerquellen (Summation zweier Reize) zurückgeführt.

Sucht man bei verschiedenen Belastungen den Schwellenwerth des Reizes, so findet man denselben bei allen gleich gross (Hermann). Diese scheinbar paradoxe Thatsache erklärt sich leicht aus der Weber'schen Theorie (Fig. 15, S. 192). Je schwächer der Reiz, um so näher rückt die Dehnungscurve b c der Curve BC (z. B. nach B'C), um so unabhängiger also werden die sehr kleinen Hubhöhen von der Last; so muss auch umgekehrt für sehr kleine Hubhöhen der Reiz immer unabhängiger von der Last werden.

Jeder Reiz hinterlässt eine geringe Erhöhung der Erregbarkeit, so dass bei regelmässiger Succession von Reizen die Zuckungen allmählich wachsen (Wundt u. A.), und unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können (Fick).

Für indirecte Reize gelten dieselben Beziehungen wie für directe. Der gleiche Reiz wirkt indirect kräftiger als direct (Remak, Bernard); am besten wird dies dadurch bewiesen (Rosenthal), dass man den Nerven eines Muskels A auf einen anderen, durch Curare entnervten Muskel B legt, und nun B sammt dem Nerven von A electrisch reizt; der Strom, welcher beide Organe in gleicher Dichte (s. Nervenphysiologie) durchfliesst, bewirkt in A schon bei viel geringerer Intensität Contraction als in B. Bei Reizung der Extremitätennerven zucken die Beugemuskeln schon bei schwächeren Strömen, als die Streckmuskeln (Ritter, Rollett), erstere haben also grössere indirecte Erregbarkeit, eine noch ganz unaufgeklärte Thatsache.

Die Muskeln Neugeborener sind direct und indirect weniger erregbar als später (Soltmann).

d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl.

Bei anhaltenden oder lange fortgesetzten unterbrochenen Muskelcontractionen tritt immer stärker das Gefühl der Ermüdung ein, zuerst in blosser Schwächeempfindung, dann in unangenehmen und schmerzhaften Empfindungen der angestrengten Muskeln bestehend. Zugleich bedarf es immer grösserer Willenskraft um die Anstregung fortzusetzen, und es stellt sich Röthe des Gesichts, Mitbewegungen

(Stirnrunzeln), Schwitzen (zuerst an dem angestrengten Gliede) ein. Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung, wahrscheinlich nur eine Steigerung der durch jede Contraction entstehenden Veränderungen, lässt sich am ausgeschnittenen Muskel näher untersuchen, und besteht, wie grösstentheils schon in den früheren Paragraphen erwähnt ist, in Abnahme der Erregbarkeit, der absoluten Kraft, der Hubhöhen für gegebene Last (im Tetanus allmähliches Nachlassen desselben), der Vollkommenheit und Geschwindigkeit der Faserleitung und des localen und totalen Ablaufs der Verkürzung. — Wird dem Muskel Ruhe gegönnt, so erholt er sich allmählich wieder, und zwar auch der ausgeschnittene Muskel in gewissem Grade.

Bei rhythmischer, maximaler oder untermaximaler Reizung eines Muskels nehmen die Hubhöhen in grader Linie ab, und zwar hängt die Abnahme cet. par. nur von der Zahl der Zuckungen, nicht vom Intervall ab (Kronecker, Tiegel u. A.), sie ist ferner um so steiler, je grösser die gehobenen, resp. (im Tetanus) gehaltenen Lasten, hängt also von der äusseren und inneren Arbeit des Muskels ab. Ob auch unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen, ist noch nicht entschieden. Auch eine grössere Dehnbarkeit des ermüdeten Muskels wird behauptet (Donders & van Mansvelt). Bei indirecter Reizung erschöpft sich der Muskel früher als sein Nerv (Bernstein). — Bei allen Versuchsreihen über den Einfluss der Last, Reizstärke u. s. w. muss die Fehlerquelle der Ermüdung eliminirt werden, am einfachsten dadurch, dass man, wenn die Variable ihr Maximum erreicht hat, wieder in umgekehrter Reihenfolge zum Anfangswerth zurückkehrt, und aus den Resultaten zweier correspondirender Versuche das Mittel nimmt (Ed. Weber).

Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung ist anatomisch nicht nachweisbar, also wahrscheinlich chemischer Natur. Da das wässrige Extract ermüdeter Muskeln die Erregbarkeit frischer Muskeln schädigt (J. Ranke), wurde angenommen, dass gewisse chemische Producte der Muskelthätigkeit (vgl. unten sub 7), besonders die freie Säure, vielleicht auch die Kohlensäure, die Ermüdung bewirken (vgl. auch p. 196), und ihre Wegschaffung durch den Kreislauf die Erholung bedingt. Indessen wirkt auch die Fleischbrühe unermüdeter Muskeln (durch ihren Kaligehalt, p. 196) schädlich auf andre Muskeln, ferner findet am ausgeschnittenen Muskel ebenfalls Erholung Statt. Die zukünftige Theorie der Ermüdung hat ausser der Anhäufung von Muskelproducten auch den Mangel an denjenigen Stoffen, welche durch die Muskelarbeit verzehrt werden, zu berücksichtigen. Wahrscheinlich ist die Ermüdung ein zeitweises Zurückbleiben der restitutiven Processe hinter dem functionellen Verbrauch (Hermann).

Das Ermüdungsgefühl wird den sensiblen Nerven des Muskels zugeschrieben. Auch für die Beurtheilung des Anstrengungsgrades der Muskeln

sind die sensiblen Muskelnerven ohne Zweifel von grosser Wichtigkeit, obgleich auch die Sensibilität benachbarter Theile darüber mit belehren mag. Bei Lähmungen dieses Muskelgefühls werden die Muskeln in unzureichendem oder übermässigem Grade angestrengt und dadurch Haltung, Bewegung, Manipulationen unsicher (Rückenmarkleidende können bei geschlossenen Augen nicht sicher stehen, Gegenstände nicht sicher halten). — Die Existenz sensibler Muskelnerven wird nicht allein durch die rheumatischen Muskelschmerzen dargethan, sondern auch anatomisch durch die nicht degenerirten Nervenfasern, welche man in Muskeln, deren motorische Spinalwurzeln durchschnitten sind, neben den degenerirten motorischen (vgl. Cap. X.) vorfindet (C. Sachs; der Frosch-Sartorius enthält zwei solche Fasern).

4. Die Lebensbedingungen des Muskels.

a. Der isolirte Muskel.

Nach dem Ausschneiden verliert der Muskel allmählich seine Contractilität oder Erregbarkeit. Vor dem Sinken findet eine vorübergehende Steigerung statt. Der ganze Process verläuft beim Warmblüter viel schneller als beim Kaltblüter (über künstliche Veränderung der Warmblütermuskeln vgl. p. 181), und bei beiden um so schneller je höher die Temperatur. Die indirecte Erregbarkeit schwindet lange vor der directen. Zur Zeit der Todtenstarre (s. unten) ist die Erregbarkeit für immer verschwunden.

Im getödteten Thiere verhalten sich die Muskeln wie ausgeschnittene; nach dem Tode durch Krankheiten sterben die Muskeln meist viel schneller ab.

Beim Frosche halten sich die kurzfaserigen dicken Muskeln (Gastrocnemius, Triceps) viel länger erregbar, als langfaserige (du Bois-Reymond). Die absolute Dauer des Ueberlebens ist für den Frosch (directe Erregbarkeit) in der Sommerhitze unter 24 Stunden, bei mittlerer Temperatur 2—3, bei 0^0 über 10 Tage; für den Warmblüter $1\frac{1}{2}$—$12\frac{1}{2}$ Stunden; das Herz schlägt aber mitunter bei Warmblütern in kühler Witterung 2—4 Tage nach dem Tode noch schwach fort (Vulpian). — Die Curve der Erregbarkeit fällt anfangs am steilsten ab.

b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Athmung.

Nach Unterbindung der zuführenden Arterie (Stenson'scher Versuch) verliert auch im lebenden Körper der Muskel seine indirecte und directe Erregbarkeit, und zwar nach ganz denselben Gesetzen wie nach dem Ausschneiden. Wird vor Eintritt der Starre der Blutzufluss wieder hergestellt, so kehrt die Erregbarkeit wieder. Sie kann auch durch künstliche Durchströmung des Muskels mit arteriellem Blute unterhalten, resp. wiederhergestellt werden, dagegen nicht mit venösem Blute (Bichat, Ludwig & Schmidt), woraus folgt, dass der Stenson'sche Versuch in erster Linie auf Unterbrechung der inneren Athmung (p. 79) des Muskels beruht, der Muskel also um dauernd

zu functioniren, der Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr bedarf. So erklärt sich auch das Absterben der Muskeln in der Leiche und nach dem Ausschneiden.

Beim Kaltblüter gelingt der Stenson'sche Versuch wegen des viel geringeren Athmungsbedürfnisses der Muskeln kaum. Für den ausgeschnittenen Muskel ist die früher behauptete Abhängigkeit der Ueberlebensdauer von einem Sauerstoffgehalt der umgebenden Atmosphäre (v. Humboldt, G. Liebig) kaum merklich (Hermann), weil die Atmosphäre nur mit den oberflächlichsten Muskelschichten in Verkehr treten kann (und hier sogar zum Theil schädlich wirkt), während das Blut zu allen Theilen des Muskels gelangt.

Bei der Contraction erweitern sich die Blutgefässe des Muskels (Ludwig & Sczelkow), eine offenbar zweckmässige Einrichtung, da das Athmungs- und Ernährungsbedürfniss des Muskels bei der Contraction gesteigert ist (s. unten sub 7.d). Diese Erweiterung beruht auf der Miterregung gefässerweiternder, den motorischen beigemischter Nervenfasern (vgl. p. 66).

c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch.

Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, oder mit gelähmten Theilen des Centralnervensystems in Verbindung stehen, verlieren allmählich ihre Erregbarkeit und verfallen einer Entartung, welche den Faserinhalt trübt und zerstört, so dass schliesslich nur das Bindegewebe des Muskels als ein dünner Strang übrig bleibt (Atrophie). Diese Degeneration, welche ziemlich streng typisch verläuft, und auch durch künstliche Reizungen des gelähmten Muskels nicht verhindert wird, beweist, dass die Verbindung mit den Centralorganen zu den Lebensbedingungen des Muskels gehört, eine noch völlig unverständliche Thatsache.

Ausserdem zeigt sich ein Einfluss des Gebrauches: häufig gebrauchte Muskeln nehmen allmählich an Volumen und Kraft zu, wenig gebrauchte ab; doch tritt durch Mangel des Gebrauches nie Degeneration ein.

Auch in gelähmten Muskeln ist die Erregbarkeit eine Zeit lang erhöht ehe sie ganz verschwindet. Beim Menschen zeigt sich am 3. oder 4. Tage Herabsetzung, dann Erhöhung der Erregbarkeit, deren Maximum etwa in die 7. Woche fällt; erst nach 6—7 Monaten ist der Muskel ganz unerregbar. Anatomisch wird die paralytische Degeneration zuerst in der 2. Woche nachweisbar. Zwischen dem 3. und 10. Tage nach der Durchschneidung des Nerven tritt in den Muskeln häufig ein fibrilläres Flimmern ein, welches Monate lang fortdauern kann (Schiff); diese Erregungserscheinung bleibt auch nach Curarisirung bestehen, hängt also direct mit der Muskelentartung zusammen (Bleuler & Lehmann, S. Mayer). Sie scheint

mit der paralytischen Secretion (p. 100) verwandt zu sein (Hermann). Ueber das Verhalten gelähmter Muskeln gegen constante und Inductionsströme s. p. 194.

d. Die Todtenstarre.

Die Leiche geräth kurze Zeit nach dem Tode in einen Zustand der Gelenksteifigkeit, die Todten- oder Leichenstarre (Rigor mortis); Durchschneidung der Muskeln macht die Gelenke sofort beweglich, Verkürzung aller Muskeln ist also das Wesen der Starre. Sie tritt bei Warmblütern schneller ein als bei Kaltblütern, in der Wärme schneller als in der Kälte, bei kräftiger Musculatur und nach gewaltsamem Tode später, als bei schwächlicher Musculatur und nach Krankheiten. Heftige Contractionen vor dem Tode befördern die Starre. Von den Muskeln werden meist die des Unterkiefers und Nackens zuerst ergriffen, dann die der oberen Extremität, von oben nach unten fortschreitend, endlich ebenso die der unteren Extremität (Nysten, Sommer). Die Starre löst sich durch die fortschreitende Fäulniss, daher in der Wärme schneller.

Beim Menschen beginnt die Starre frühestens 10 Minuten, spätestens 7, nach Andern 18 Stunden nach dem Tode, und kann viele Tage anhalten. Völliges Ausbleiben scheint nicht vorzukommen; dagegen fehlt die Starre dem Embryo vor dem 7. Monat. Die Stellung der Gliedmassen in der starren Leiche entspricht meist der Resultirenden aus der Spannung der erstarrten Muskeln und der Einwirkung der Schwere. Bei sehr plötzlich eintretender Starre bleiben zuweilen die Gliedmassen in der Stellung, die sie im Augenblick des Todes durch Muskelcontractionen angenommen hatten (Brinton, Rossbach u. A.), doch scheint diese sog. cataleptische Todtenstarre stets mit Rückenmarkverletzungen im Zusammenhang zu stehen (Falk).

Auch der isolirte Muskel verkürzt sich nach dem Tode, und auch hierauf ist der Name Todtenstarre übertragen worden. Auch hier hat die Natur des Thieres, die vorangegangene Anstrengung, und besonders die Temperatur den angegebenen Einfluss Bei 0° bleibt die Starre beim Frosche 4—7 Tage aus, bei einer gewissen oberen Grenztemperatur (40° für Kaltblüter, 45—50° für Warmblüter) tritt sie sofort ein und wird dann als Wärmestarre (Pickford) bezeichnet.

In der Leiche erstarren Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, später als die anderen; das Nervensystem beschleunigt also die Starre, vermuthlich durch sein eigenes Absterben, woraus auch wohl die Nysten'sche Reihefolge sich erklärt (Hermann & v. Eiselsberg).

Die Verkürzung bei der Erstarrung ist wie die bei der Reizung mit Verdickung und geringer Volumverminderung (Schmulewitsch, Walker) verbunden, und geschieht mit beträchtlicher Kraft, welche

aber geringer ist als die des Tetanus (Walker). Der Muskel wird dabei weisslich, trübe, teigig und weniger elastisch, und völlig unerregbar. Aehnlich ist das Aussehen des durch Wasser, Säuren, Chloroform etc. getödteten Muskels (Wasserstarre, Säurestarre, Chloroformstarre).

Als Ursache der Todtenstarre wurde eine der Fibringerinnung analoge Gerinnung im Faserinhalt vermuthet (Brücke) und am ausgepressten Faserinhalt entbluteter Froschmuskel wirklich nachgewiesen (Kühne); das Gerinnsel wird als Myosin bezeichnet (p. 30). Hiermit ist allerdings der Verkürzungsvorgang selbst noch nicht erklärt. Ueber andere chemische Veränderungen bei der Erstarrung s. unten sub 7.c.

5. Thermische Erscheinungen am Muskel.

a. Bei der Contraction.

Die Zunahme der Körpertemperatur durch Muskelanstrengung (p. 174) führte zuerst auf die Vermuthung, dass der Muskel bei der Contraction Wärme entwickelt. Dies wurde in der That am ausgeschnittenen Muskel auf thermoëlectrischem Wege nachgewiesen (Helmholtz). Die Temperatur des Muskels nimmt durch Tetanus um 0,14 bis 0,18° (Helmholtz), durch einzelne Zuckungen um 0,001—0,005° (Heidenhain) zu.

Zum Nachweis der Wärmebildung sticht man nadelförmige Thermo-Elemente so in Muskeln ein, dass die eine Löthstelle, resp. Löthstellenreihe in einem ruhenden, die andre in dem zu erregenden Muskel steckt (Helmholtz), oder man befestigt beide Muskeln an den beiden Löthstellenflächen einer Melloni'schen Säule, welche so aufgestellt ist, dass sie dem sich contrahirenden Muskel folgt (Heidenhain). Auch am lebenden Menschen hat man schon viel früher durch eingestochene Thermonadeln die Erwärmung nachgewiesen (Becquerel & Breschet), später durch Befestigen feiner Thermometer an der Haut über dem Muskel (Béclard, Ziemssen); doch ist dieser Nachweis wegen der Einmischung der Circulation nicht entscheidend.

Beim Tetanus tritt die ganze Arbeit des Muskels als Wärmebildung auf (vgl. p. 193), mit Ausnahme der eigentlichen Verkürzung im Anfang. Im Allgemeinen ist bei jeder Muskelthätigkeit die Wärmebildung um so grösser je kleiner die geleistete mechanische Arbeit; drückt man letztere durch ihr Wärmeäquivalent aus, so giebt sie mit der directen Wärmemenge zusammen denjenigen Betrag, welcher dem chemischen Umsatz im Muskel entspricht (Béclard; Fick, Heidenhain und deren Schüler); die Wärmebildung ist daher ein gutes Mittel um die Grösse des chemischen Umsatzes zu beurtheilen.

Ein Muskel leistet keine äussere Arbeit, wenn er eine Last so auf- und nieder-

bewegt, dass dieselbe beim Niedergehen keine Fallgeschwindigkeit erreicht; seine Wärmebildung ist dann ebensogross als wenn er die Last gleich lange in der mittleren Höhe tetanisch festhält (Béclard). Auch dann leistet er keine äussere Arbeit, wenn er nach jeder Contraction erschlafft, so dass die Last fällt und ihn durch die plötzliche Dehnung jedesmal erwärmt; diese Wärmebildung ist dann äquivalent der Arbeit, welche der Muskel leistet, wenn die Last nach jedem Hube festgehalten und so immer höher aufgewunden wird (Fick). Zu berücksichtigen ist bei allen Versuchen dieser Art, dass auf die vom Muskel producirte Gesammtleistung (chemischer Umsatz und entsprechendes Arbeits- und Wärmequantum) nicht bloss die Reizstärke, sondern auch die Spannung von Einfluss ist (Heidenhain, vgl. auch p. 196).

Bei der Dehnung erwärmt sich der Muskel, wie Kautschuk (Schmulewitsch).

b. Bei der Erstarrung.

Die postmortale Temperatursteigerung (p. 181) führte auf die Vermuthung einer Wärmebildung bei der Todtenstarre (Walther). Nachdem festgestellt war, dass eine Leiche, welche man auf Körpertemperatur erwärmt, sich rascher abkühlt, als sie es nach dem wirklichen Tode that, also ein wärmebildender Process nach dem Tode wahrscheinlich gemacht war (Huppert), wurde direct nachgewiesen, dass ausgeschnittene Muskeln zur Zeit der Erstarrung sich erwärmen (Fick & Dybkowsky, Schiffer). Diese Erwärmung kann theils von den chemischen Processen bei der Erstarrung, theils von dem Festwerden flüssiger Eiweisskörper herrühren.

6. Galvanische Erscheinungen am Muskel.

Methode der Untersuchung. Zur Untersuchung der Ströme thierischer Theile ist wegen des grossen Widerstandes derselben ein windungsreiches Galvanometer (Multiplicator oder Spiegelboussole mit astatischem und gedämpftem, am besten aperiodisirten Magnet) erforderlich. Die Drähte desselben dürfen wegen ihrer Ungleichartigkeit und Polarisirbarkeit nicht unmittelbar an die feuchten thierischen Theile angelegt werden, sondern man führt sie zu amalgamirten Zinkstücken, welche in gesättigte Zinksulphatlösung tauchen (J. Regnauld); zwischen die Lösungen an beiden Electroden wird der thierische Theil eingeschaltet, und vor deren ätzender Einwirkung durch eingeschaltete mit 0,5—1 procentiger Kochsalzlösung (p. 196) getränkte Leiter geschützt (du Bois-Reymond). Statt des Galvanometers kann auch das Lippmann'sche Capillarelectometer (Marey u. A.) oder ein Telephon mit Unterbrechungsvorrichtung (Hermann) benutzt werden. Ueber die Anwendung eines physiologischen Rheoscops s. unten. — Die electromotorischen Kräfte werden am besten durch die Einführung eines entgegengesetzten Stromzweiges gemessen, den man mittels des Widerstandes der Nebenschliessung so lange verändert, bis er den Strom grade zu Null compensirt (Poggendorff, du Bois-Reymond).

a. Erscheinungen am ruhenden Muskel.

Völlig unversehrte (und von Fragmenten fremder Muskeln freie) ruhende Muskeln haben keinen Strom (Hermann, Biedermann u. A.).

An partiell verletzten Muskeln verhält sich jeder Punct des verletzten Theiles negativ gegen die Puncte der unversehrten Oberfläche (ruhender Muskelstrom, Matteucci, du Bois-Reymond). In allen Fällen lassen sich die vorhandenen Ströme aus dem Satze ableiten, dass in jeder verletzten Muskelfaser die Demarcationsfläche zwischen lebendem und todtem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Theil gerichteten electromotorischen Kraft ist. Die Grösse dieser Kraft beträgt in ihrem nach aussen ableitbaren Theil bis 0,075 Daniell (du Bois-Reymond).

Durchweg abgestorbene oder todtenstarre Muskeln sind stromlos.

Der ruhende Muskelstrom zeigt sich am regelmässigsten an einem von zwei künstlichen Querschnitten QQ begrenzten Muskelcylinder (Fig. 19), gleichgültig ob die Längsoberfläche LL die natürliche Oberfläche des Muskels ist oder aus künstlich freigelegten, aber unversehrten Faserflächen (künstlicher Längsschnitt) besteht. An einem solchen Präparat zeigen sich (du Bois-Reymond) sowohl starke Ströme zwischen Längs- und Querschnittspuncten, als auch schwächere zwischen unsymmetrisch gelegenen Längs- oder Querschnittspuncten, während symmetrische (d. h. gleich weit von Aequator, resp. Axe entfernte) Längs- oder Querschnittspuncte gegen einander stromlos sind. Die ganze Untersuchung der electromotorischen Oberfläche ergiebt die Fig. 19 angegebene Lage der oberflächlichen Strömungslinien (ausgezogen) und Spannungsflächendurchschnitte (punctirt). Die stärkste positive Spannung herrscht am Aequator, d. h. um die Mitte des Längsschnittes, die stärkste negative an den Axenendpuncten, d. h. in der Mitte der Querschnitte. Diese Oberflächenbeschaffenheit erklärt sich aus der Lage der electromotorischen Demarcationsflächen unter den Querschnitten, wenn berücksichtigt wird, dass die Ströme schon im Innern des Muskelcylinders sich grösstentheils abgleichen müssen.

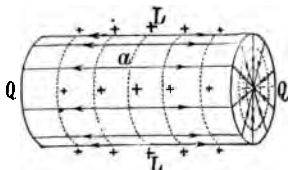
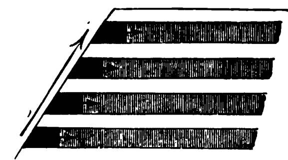


Fig. 19.

Liegen die Querschnitte schräg, so ist die Curve grösster positiver Spannung am Längsschnitt gegen die stumpfen Kanten hin verzogen, während die Puncte grösster negativer Spannung am Querschnitt gegen die scharfen Kanten des rhomboiden Körpers verschoben sind. Der Grund hiervon liegt in einer besonderen Strombildung an den schrägen Querschnitten (Neigungsstrom, du Bois-Reymond), deren Ursache sich aus Fig. 20 ergiebt; die Demarcationsflächen der Fasern, welche stets senkrecht zur Faseraxe liegen, bilden mit ihren electromotorischen Kräften eine kettenartige Anordnung, deren äussere Resultirende der Neigungsstrom ist;


Fig. 20.

die electromotorische Kraft des Neigungsstromes ist daher grösser als die des gewöhnlichen Muskelstroms.

Der Muskelstrom lässt sich auch durch Zuckungen nachweisen; hierzu muss in den Kreis desselben der Nerv eines Froschschenkels eingeschaltet sein, dann entsteht bei Schliessung oder Oeffnung des Kreises Zuckung des Schenkels (du Bois-Reymond); ebenso zuckt ein partiell verletzter Muskel, wenn man seinen eigenen Nerven plötzlich auf den künstlichen Querschnitt fallen lässt, so dass der Muskelstrom in den Nerven hereinbricht; diese „Zuckung ohne Metalle" war der erste Beweis für die Existenz einer thierischen Electricität (Galvani, v. Humboldt), abgesehen von den electrischen Fischen. Auch am Muskel selbst kann man den Strom durch Zuckung nachweisen, indem man das Querschnittsende plötzlich in eine leitende Flüssigkeit eintaucht, wobei die Stromesschwankung, durch die äussere Ableitung, den Muskel erregt (Hering); diese Zuckungen wurden früher als Folge chemischer Reizung durch die Flüssigkeit angesehen (vgl. p. 196).

Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln ist am unenthäuteten Frosch wegen der Hautströme (p. 96) nicht demonstrirbar; wendet man Aetzmittel zur Beseitigung derselben an, so dringen diese leicht bis zu den Muskeln durch. Ausser an vorsichtig präparirten Skelettmuskeln (Hermann) ist die Stromlosigkeit besonders leicht am Herzen zu zeigen (Engelmann).

Nicht bloss mit dem Messer hergestellte Querschnitte, sondern auch durch Aetzmittel, Wärmestarre, Quetschung hergestellte partielle Verletzungen (sog. caustische, thermische Querschnitte) machen negative Stellen. Aetzt man aponeurotische Flächen, an welche sich die Fasern schräg ansetzen, z. B. den Achillessehnenspiegel des Gastrocnemius, so entstehen durch die Aetzung besonders kräftige Neigungsströme (s. oben). Daher zeigen enthäutete Schenkel, oder ganze enthäutete Frösche, wenn ihre Oberflächen durch Salzlösungen oder Hautsecret angeätzt sind, meist im Ganzen aufsteigende Ströme (Nobili's „Froschstrom").

Auch glatte Muskeln zeigen den Muskelstrom, wenn künstliche Querschnitte angelegt sind; dieser Strom verschwindet aber nach kurzer Zeit, nämlich sobald die partiell verletzten Zellen in ganzer Länge abgestorben sind; neue Querschnitte geben sogleich wieder Strom; auch hier also zeigt sich die Stromlosigkeit der unverletzten Zellen; ähnlich verhält sich das Herz, dessen Muskelzellen noch getrennte Individuen darstellen (p. 46), und andere sog. pleiomere Muskeln (Engelmann). Subcutan verletzte gewöhnliche Muskeln lebender Thiere verlieren durch eine Art Heilung des künstlichen Querschnitts nach einiger Zeit ebenfalls dessen Strom, vorausgesetzt, dass Nerv und Blutstrom erhalten sind (Engelmann).

Mit zunehmender Temperatur nimmt die electromotorische Kraft des Muskels zu, bis zu ihrer Vernichtung durch die Wärmestarre; an unversehrten Muskelfasern oder Faserabschnitten verhalten sich wärmere Stellen positiv gegen kältere (Hermann).

b. Erscheinungen am thätigen Muskel.

1. *Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln.* Bringt man einen Muskel mit künstlichem Querschnitt, am besten von seinem Nerven aus, zu tetanischer Contraction, so ist sein Strom während

des Tetanus um so stärker vermindert, je stärker die Erregung. Diese negative Stromesschwankung lässt sich mit besonders leichten Magneten auch bei der einzelnen Zuckung nachweisen. Sie tritt auch bei compensirtem Ruhestrom (p. 203) als ein selbstständiger, dem Ruhestrom entgegengesetzter Strom auf, beruht also nicht auf Widerstandszunahme, sondern auf Abnahme der electromotorischen Kraft. (Du Bois-Reymond.)

Legt man auf den Muskel den Nerven eines Froschschenkels, so dass der Muskelstrom durch den Nerven fliesst, so zuckt der Schenkel bei jeder Zuckung des ersten Muskels mit (Matteucci). Diese secundäre Zuckung beruht auf der negativen Schwankung des Muskelstroms (du Bois-Reymond). Bringt man nun aber den ersten Muskel zum Tetanus, so geräth der ableitende Schenkel in secundären Tetanus, ein Beweis, dass die negative Schwankung im Tetanus, welche am Galvanometer den scheinbaren zeitlichen Verlauf bpqm (Fig. 21) zeigt (0t ist die Abscisse, ab die Höhe des Muskelstroms vor dem Tetanus, mn nachher), in Wirklichkeit aus soviel Einzelschwankungen als Reize erfolgen zusammengesetzt ist, also den Verlauf bcdef etc. nimmt (du Bois-Reymond); die Tiefe der einzelnen Schwankungen musste zunächst unbestimmt bleiben. Mittels der secundären Zuckung lässt sich zeigen, dass die negative Schwankung in das Latenzstadium der Contraction hineinfällt (Helmholtz).

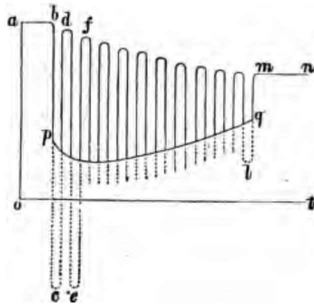


Fig. 21.

Der zeitliche Verlauf der Schwankung bei einer einzelnen Zuckung kann mittels eines eigenthümlichen Verfahrens ermittelt werden: Der Strom fällt steil ab, wird aber nicht Null (womit die eben erwähnte Frage hinsichtlich der Curve Fig. 21 erledigt ist), erhebt sich dann langsamer wieder auf den Anfangswerth; ihre Dauer beträgt etwa 0,004 Secunde (Bernstein).

Das Verfahren (Bernstein) besteht darin, die Reizung in regelmässigem Rhythmus zu wiederholen, z. B. in den Momenten r_1, r_2, r_3 etc. der Zeitabscisse R (Fig. 22), so dass die Schwankungen regelmässig auf einander folgen. Der Galvanometerkreis wird aber in gleichem Tempo, immer nur auf kurze Momente,

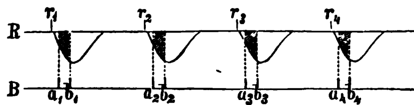


Fig. 22.

geschlossen, z. B. in den Zeiten a_1b_1, a_2b_2 etc. der Zeitabscisse B. Auf das Galvanometer wirken also nur die schraffirten Flächendifferentiale der Curven ein, und geben eine ihrer Grösse proportionale Gesammtwirkung. Durch Veränderung des Zeitintervalls r_1a_1, r_2a_2, d. h. der Zeit zwischen Reizung und Boussolschluss (Verschiebung der Abscissen R und B gegeneinander) kann man successive alle Theile der Schwankungscurve untersuchen, indem man die jedesmaligen Gesammtwirkungen vergleicht. Fig. 23 stellt die Hauptheile des Apparates (Differential-Rheotom) dar: das schnell rotirende Rad rr schliesst jedesmal den Boussolkreis B_1B_2, wenn die Spitzen c_1c_2 die Quecksilbernäpfe q_1q_2 streifen, und den Reizkreis R_1R_2, wenn die Spitze c den Draht d berührt. Durch Verschiebung des den Draht d tragenden Radius s längs der Kreistheilung ändert sich das Intervall zwischen Reizung und Boussolschluss.

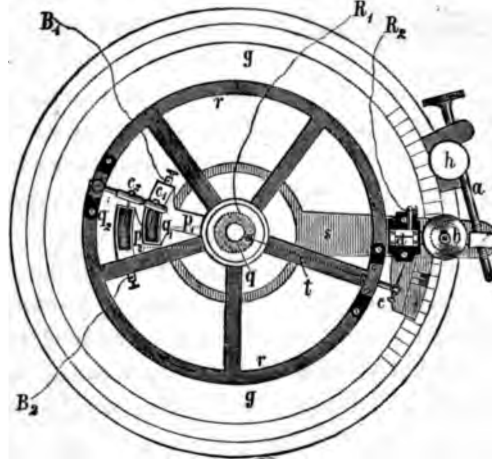


Fig. 23.

Bei sehr leichtem Magneten lässt sich auch ohne Repetition die Schwankung analysiren, indem man mittels eines Fall-Rheotoms einzelne Stücke derselben ausschneidet und auf das Galvanometer wirken lässt (Hermann).

2. *Der Actionsstrom unversehrter Muskeln.* Wird ein ausgeschnittener stromloser Muskel vom Nerven aus tetanisirt, so zeigt sich zwischen zwei Ableitungspuncten ein atterminaler, d. h. im Muskel zu der dem Faserende näheren Ableitungsstelle gerichteter, Actionsstrom (Hermann). Auch dieser Strom giebt secundären Tetanus, ist also discontinuirlicher Natur (du Bois-Reymond). Liegen die Ableitungsstellen an beiden Muskelenden, oder sonst annähernd symmetrisch, so ist die Richtung des tetanischen Actionsstromes schwankend, zuweilen mit der Zeit wechselnd. — Bei einzelnen Zuckungen stromloser Muskeln, welche an dem einen Ende direct gereizt werden, entsteht ein durch das Rheotomverfahren nachweisbarer doppelsinniger Actionsstrom: Die erste Phase ist dem Gange der Erregungswelle in der Faser gleichläufig, die zweite entgegengesetzt gerichtet. Es verhält sich nämlich jedesmal diejenige Stelle, an welcher sich die Erregungswelle befindet, negativ gegen den ruhenden Faserrest; die erste Phase tritt also ein, wenn die Welle die erste Ableitungsstelle erreicht, die zweite bei Erreichung der zweiten; das Intervall beider

Phasen entspricht in der That der Fortpflanzungszeit zwischen beiden Ableitungsstellen; jede erregte Stelle wird ohne Latenzzeit sogleich negativ; die zweite Phase ist wegen der Abnahme der Erregungswelle bei der Leitung (p. 190) schwächer als die erste (Bernstein). Bei indirecter Reizung (s. Fig. 24) tritt auf jeder Seite der Nerveneintrittsstelle ein doppelsinniger Actionsstrom von gleicher Beschaffenheit ein; die erste stärkere Phase, mit 1 bezeichnet, rührt von der Welle an der zuerst erreichten Ableitungsstelle her, die zweite, schwächere (2) von der entfernteren; die erste ist ein atterminaler, die zweite ein abterminaler Strom; an einer einzelnen Muskelfaser wäre für die Richtung der Phasen offenbar die Nerveneintrittsstelle massgebend, am ganzen Muskel ist es diejenige als „nervöser Aequator“ bezeichnete Querebene, welche von allen Nerveneintrittsstellen mittlere Entfernung hat (Hermann). Liegt die zweite Ableitungsstelle im Bereiche künstlichen Querschnitts, so fällt die zweite Phase vollständig fort, der Actionsstrom wird einsinnig und geht in die schon oben besprochene Erscheinung der negativen Stromesschwankung über (Hermann).

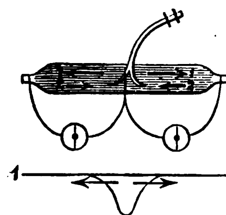


Fig. 24.

Die letztgenannten doppelsinnigen Actionsströme lassen sich auch am Vorderarm des lebenden Menschen bei Reizung des Plexus brachialis in der Achselhöhle (bei r r′) nachweisen, wie Fig. 25 zeigt. Auch hier bezeichnen 1 und 2 die Phasen an der oberen und unteren Abtheilung des Vorderarms bei Ableitung mit den ringförmig umfassenden Seilelectroden s g. Der nervöse Aequator liegt am oberen Drittel des Vorderarms. Hier sind aber beide Phasen gleich stark, d. h. die Erregungswelle zeigt am völlig normal ernährten Muskel kein Decrement. (Hermann.)

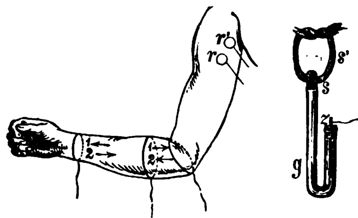


Fig. 25.

Der oben erwähnte atterminale Actionsstrom im Tetanus rührt ebenfalls nur von der Verschiedenheit der an beiden Ableitungsstellen fortwährend anlangenden Erregungswellen her; die dem nervösen Aequator nähere Stelle ist negativ gegen die entferntere; der tetanische Actionsstrom fehlt daher am lebenden Organismus, ausser wenn durch ermüdende Reizung ein Decrement der Erregungs-

welle eintritt (Hermann). Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase fehlt, ist der tetanische Actionsstrom (die negative Schwankung, s. oben p. 206) nothwendig stärker, und zeigt nichts von den durch den Kampf zweier Gegenströme bedingten Schwankungen (du Bois-Reymond).

Die doppelsinnigen Actionsströme sind ein gutes Mittel zur Messung der musculären Leitungsgeschwindigkeit (Bernstein), ja für die des Herzens (p. 61) und der menschlichen Muskeln (p. 208) nahezu das einzige.

Die in Fig. 25 dargestellten Actionsströme sind bisher die einzige nachgewiesene galvanische Muskelwirkung am lebenden Menschen. Bei willkürlicher Anstrengung der Muskeln eines Arms tritt bei Ableitung von beiden Händen ein im ersteren aufsteigender Strom auf (du Bois-Reymond), welcher fälschlich als negative Schwankung des (nicht vorhandenen) ruhenden Muskelstroms betrachtet worden ist; derselbe lässt sich auch an curarisirten Thieren hervorbringen, bleibt durch Atropinisirung aus, und rührt von dem einsteigenden Secretionsstrom der abgeleiteten Haut des angestrengten Gliedes her (Hermann & Luchsinger; vgl. p. 96 und 118).

Für die Frage der tetanischen Natur der natürlichen anhaltenden Muskelcontraction (p. 188 f.) wäre es sehr wünschenswerth, von derselben secundären Tetanus zu erhalten; dies gelingt aber nicht, wahrscheinlich weil die Phasen beider Ableitungsstellen nicht in allen Muskelfasern zu gleicher Zeit auftreten, sondern sich so auf die Zeit vertheilen, dass sie sich beständig zu Null compensiren. Nur vom Strychnintetanus erhält man zuweilen schwachen secundären Tetanus, vielleicht weil hier durch die Ermüdung ein decrementieller Actionsstrom resultirt.

c. Die Ursache der galvanischen Muskelwirkungen.

Alle besprochenen Wirkungen lassen sich aus folgenden einfachen Sätzen ableiten (Hermann): 1. In jeder verletzten Muskelfaser verhält sich an der Demarcationsfläche (p. 204) die absterbende Substanz negativ gegen die unveränderte (Demarcationsstrom). 2. In jeder partiell erregten Muskelfaser verhält sich die in Erregung begriffene Substanz negativ gegen die unveränderte, um so stärker je stärker die Erregung (Actionsstrom). 3. Wärmerer Faserinhalt verhält sich positiv gegen kälteren. Die tiefere Ursache dieser electromotorischen Kräfte ist bisher unbekannt. Ihre Bedeutung liegt vermuthlich einerseits in der Heilung verletzter Stellen (vgl. p. 205), andrerseits in der Fortpflanzung des Erregungsvorganges (vgl. beim Nerven).

Die Beläge für diese Sätze sind in den vorstehenden Thatsachen enthalten, welche durch sie vollständig erklärt werden. Vor Allem die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln; zu ihr kommt noch, dass bei Anlegung eines künstlichen Querschnitts der Muskelstrom nicht momentan in voller Stärke entwickelt ist, sondern einer gewissen, sehr kurzen Entwicklungszeit bedarf (Hermann). Die einmal geschaffene Demarcationsfläche rückt in der Faser allmählich vor, was sich durch die

Säurung (s. unten) nachweisen lässt (du Bois-Reymond), so dass der Demarcationsstrom bis zur völligen Erstarrung der verletzten Faser bestehen bleibt. Die Actionsströme unverletzter Fasern sind phasischer Natur; im Tetanus kommt bei gewöhnlicher (nicht rheotomischer) Beobachtung nur die algebraische Summe beider Phasen zur Beobachtung, welche im ganz normalen Muskel Null ist, so dass nur durch Ermüdung oder Absterben decrementielle tetanische Actionsströme auftreten. Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase ganz wegfällt (s. oben), besteht der Actionsstrom lediglich in einem dem Demarcationsstrom entgegengesetzten Strom, welcher sich als negative Schwankung darstellt. Bei directer Totalreizung eines unversehrten Muskels tritt überhaupt keinerlei Actionsstrom auf (Hermann).

An Muskeln von unregelmässigem Bau, wie der Gastrocnemius, lassen sich bei gehöriger Berücksichtigung der Faserlage, der Nerveneintrittsstellen und der Ableitungsbedingungen ebenfalls alle bekannten Erscheinungen vollständig erklären.

Die Eigenschaft, auf partielle Verletzung electromotorisch zu reagiren, und zwar mit Negativität der absterbenden Substanz, scheint allen protoplasmatischen Gebilden in Thier- und Pflanzenreich zuzukommen. So ist an Pflanzen jede verletzte Stelle negativ gegen die unversehrte Oberfläche (Buff, Hermann), ebenso an thierischen Organen aller Art, Drüsen, Knochen etc. (Matteucci), jedoch nur solange sie ungeronnenes Blut enthalten (Hermann), vor Allem aber am Nerven (s. d.).

Die Analogie im electromotorischen Verhalten des erregten und des absterbenden (erstarrenden) Faserinhalts stellt sich neben zahlreiche andere Analogien dieser beiden Muskelveränderungen.

7. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Die Reaction des frischen ruhenden Muskels ist neutral, oder durch die Bespülung mit alkalischen Säften (Lymphe) schwach alkalisch (Enderlin, v. Bibra, du Bois-Reymond).

Da der Muskel eine chemisch sehr veränderliche Substanz ist, so erfordert die Feststellung einiger seiner Bestandtheile besondere Vorsichtsmassregeln und ist noch nicht endgültig durchgeführt. Diese Substanzen sind namentlich die eiweissartigen.

Möglichst unveränderten Inhalt der Muskelröhren erhält man (Kühne): 1. durch Auspressen der Muskeln kaltblütiger Thiere, nach Entfernung des Blutes durch Ausspritzen der Gefässe mit indifferenten Flüssigkeiten ($^1/_2$- bis 1 procentige Kochsalzlösung); 2. durch Gefrierenlassen entbluteter Muskeln, Zerkleinerung mit abgekühlten Instrumenten und Filtration bei wenig über 0°, am besten nach Verdünnung mit abgekühlter Kochsalzlösung. — Die so erhaltene trübe, neutrale, oder schwach alkalische Flüssigkeit, das Muskelplasma, verändert sich, um so schneller je höher die Temperatur; sie gerinnt nämlich

(vgl. p. 202), zuerst gleichmässig gallertartig, so dass man die Gerinnung nur am Zähwerden und am Nichtausfliessen beim Umkehren des Gefässes bemerkt; später zieht sich das Gerinnsel unter Bildung von Flocken und Fetzen zusammen, wobei die Masse sich stark trübt; hierbei wird eine saure Flüssigkeit frei (Muskelserum). Das Gerinnsel, Myosin (p. 30 und 202), tritt um so schneller auf, je höher die Temperatur, und bei derjenigen der Wärmestarre augenblicklich.

Das Muskelserum enthält die übrigen Muskelbestandtheile, nämlich: 1. eine Anzahl von Eiweisskörpern, welche bei verschiedenen Temperaturen (45—70°) gerinnen; der bei 60—70° gerinnende ist gewöhnliches Albumin; 2. verschiedene Kohlehydrate, nämlich Glycogen (Nasse), in besonders grosser Menge bei Embryonen und jungen Thieren (Mac-Donnell), daneben dessen Umwandlungproducte: Dextrin (Limpricht) und Traubenzucker (Meissner), wohl erst postmortal entstanden (Nasse); ferner Inosit in grösseren Mengen; 3. wahrscheinlich Lecithin (nicht direct nachgewiesen, aber jedenfalls wegen des Nervengehaltes anzunehmen); 4. Fette, in geringen Mengen; 5. freie Säuren: hauptsächlich Fleischmilchsäure und Aethylenmilchsäure (p. 14), ferner noch einige flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure); 6. verschiedene Amidsubstanzen: Kreatin (nach Einigen auch Kreatinin, welches aber nach Andern erst bei der Darstellung aus Kreatin sich gebildet hat), Carnin, Hypoxanthin (Sarkin), Xanthin, Inosinsäure, zuweilen Harnsäure (?); 7. ein rother Farbstoff, in den meisten Muskeln Hämoglobin (Kühne); 8. Salze, besonders Kalisalze; 9. Wasser; 10. Gase, hauptsächlich Kohlensäure; auspumpbarer Sauerstoff ist auch im lebenden Muskel nicht vorhanden (Hermann).

Die genannten Bestandtheile sind die des schon geronnenen Muskelinhalts. Da der Gerinnungsvorgang, ebenso die Contraction (s. unten), mit chemischen Veränderungen im Muskel verbunden ist, die zum Theil noch in Dunkel gehüllt sind, der ungeronnene Muskel oder das Muskelplasma aber nicht mit Vermeidung jener Vorgänge untersucht werden können, so sind die hier genannten Stoffe nicht als die Bestandtheile des unveränderten lebenden Muskels anzusehen.

Im Gesammtmuskel finden sich ausserdem die Bestandtheile der übrigen Formelemente (Bindegewebe, Gefässe, Blut, Nerven etc.), also ausser den bereits genannten noch leimgebende Substanz, Elastin u. s. w. Das Sarcolemm scheint aus elastischer Substanz zu bestehen.

Die quantitative Zusammensetzung der (starren) Rindsmuskeln ist folgende (Lehmann) in 100 Theilen: Wasser 70—80, feste Bestandtheile 26—20, unlösliche Eiweisskörper (darunter Myosin, Sarcolemme etc.) 15,4—17,7, lösliche Eiweisskörper und Kalialbuminat 2,2—3,0, Leim 0,6—1,9, Kreatin 0,07—0,14, Fett 1,5—2,3, Milchsäure 1,5—2,3, Phosphorsäure 0,66—0,7, Kali 0,5—0,54, andere Aschenbestandtheile 0,17—0,26. — Das Carnin ist bisher nur im Fleischextract des Rindes gefunden (1 pCt. des Liebig'schen Extractes, Weidel).

b. Der Stoffumsatz in der Ruhe.

Wie alle Gewebe zeigt der Muskel eine beständige Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, welche sich durch die Umwandlung des zuströmenden arteriellen Blutes in venöses zu erkennen giebt.

Auch an ausgeschnittenen Muskeln lässt sich eine Sauerstoffaufnahme und eine Kohlensäureausgabe nachweisen (du Bois-Reymond, G. Liebig); diese Processe finden auch in entbluteten Muskeln statt, sind also nicht dem Blute der Muskelgefässe, sondern der Muskelsubstanz selbst zuzuschreiben. Da jedoch starre Muskeln an der Luft denselben Gaswechsel zeigen, wie lebende (Hermann), so ist derselbe jedenfalls zum überwiegend grössten Theil nicht einem functionellen Process, sondern einer fauligen Zersetzung zuzuschreiben, welche namentlich die Oberfläche des Muskels, und ganz besonders die freiliegenden Querschnitte ergreift; die Grössen des Gaswechsels sind daher um so bedeutender, je grösser die Oberfläche, und je mehr sich der Muskel der eigentlichen Fäulniss nähert. Vgl. auch p. 200.

c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung.

Schon oben (p. 202) ist erwähnt, dass die Erstarrung mit der Abscheidung eines Gerinnsels von Myosin verbunden ist. Ausserdem ist festgestellt, dass die Reaction des starren Muskels sauer ist (du Bois-Reymond); die entstehende freie Säure ist wahrscheinlich Milchsäure. Auch eine Kohlensäurebildung findet beim Erstarren Statt, der Kohlensäuregehalt der Muskelsubstanz ist nämlich viel kleiner, wenn der Muskel durch siedendes Wasser ohne Erstarrung getödtet ist, als wenn er zum Erstarren Zeit hatte (Hermann). Endlich wird der Glycogengehalt beim Erstarren kleiner (O. Nasse).

Die Erstarrung ist hiernach mit complicirten chemischen Umsetzungen verbunden, welche noch nicht völlig übersehbar sind. Wird ein lebender Muskel in siedendes Wasser geworfen, so coaguliren zwar seine Eiweissstoffe und er verkürzt sich beträchtlich, es findet aber keine Säurung statt (du Bois-Reymond), und ebensowenig die anderen eben erwähnten Processe. Zum Erstarren gehört also längeres Verweilen auf Temperaturen unter 40° (vgl. p. 201); dicke Muskeln können beim Brühen in ihren inneren Schichten erstarren.

d. Der Stoffumsatz bei der Thätigkeit.

Der Stoffumsatz des arbeitenden Muskels hat als nothwendiges chemisches Substrat der Arbeit (p. 4) ein ganz besonderes Interesse.

Bei der ersten Untersuchung dieser Art wurde festgestellt, dass von zwei Portionen ausgeschnittener Muskeln diejenige, welche nach dem Ausschneiden anhaltenden Reizungen ausgesetzt war, eine andre chemische Zusammensetzung hatte als die in Ruhe gebliebene; das Wasserextract war bei jener vermindert, das Alkoholextract vermehrt (Helmholtz).

Die nächste feststellbare Thatsache war, dass die Athmung des Muskels durch die Thätigkeit erhöht wird. Zuerst wurde dies an dem Gaswechsel des Gesammtorganismus beobachtet (Regnault & Reiset), dann auch am isolirten Muskel (Matteucci, Valentin, Hermann), und endlich auch durch die Untersuchung des den Muskel natürlich oder künstlich (p. 199) durchströmenden Blutes und seiner Gase (Ludwig mit Sczelkow und Schmidt). Der respiratorische Quotient des Muskels und des Gesammtorganismus wird durch Arbeit vergrössert.

Endlich wurde entdeckt, dass die Reaction des Muskels durch Anstrengung sauer wird (du Bois-Reymond), wie es scheint durch Bildung von Milchsäure.

Andere Angaben, namentlich über Eiweissconsum bei der Arbeit (theils auf Grund der angeblichen Harnstoffvermehrung, p. 158, theils auf Grund directer Muskelversuche), über Bildung von Kreatin und anderen N-haltigen Extractivstoffen, von Zucker, Fetten u. dgl., sind theils unrichtig, theils betreffen sie inconstante, an die Arbeit nicht nothwendig gebundene Zersetzungen.

Ueber die Natur des chemischen Processes bei der Muskelarbeit s. unten.

8. Zur Theorie der Muskelthätigkeit.

Die wesentlichste Eigenschaft des Muskels ist die Fähigkeit, jeden Augenblick in den verkürzten Zustand übergehen zu können, aus demselben aber sogleich wieder in den gewöhnlichen zurückzukehren. Sehr bemerkenswerth ist es, dass die letztere Eigenschaft durch jede Schädigung des Muskels am meisten leidet (vgl. p. 187, 198), und dass der natürliche Tod des Muskels ebenfalls mit einer Verkürzung, aber mit einer bleibenden, verbunden ist. Es ist daher gerechtfertigt, die Verkürzungsrückstände durch abnorme Reize, Ermüdung, Absterben, Veratrin u. dgl. als Uebergangszustand zur Todtenstarre aufzufassen, und überhaupt die zahlreichen Analogien zwischen Contraction und Erstarrung (Formänderung mit Volumverminderung, Wärmebildung, Negativität, Säurung, CO_2-Production) zum Ausgangspunct weiterer Betrachtung zu machen (Hermann).

Der chemische Process bei Contraction und Erstarrung ist mit Ausnahme der Myosinausscheidung, welche für die Contraction bisher nicht nachgewiesen ist, derselbe. Ja die Mengen freier Säure und der Kohlensäure, welche ein isolirter Muskel bei der Erstarrung bildet, fällt genau um so viel kleiner aus, wie er vor der Erstarrung durch Contraction gebildet hat (J. Ranke, Hermann). Man muss hieraus schliessen, dass bei Contraction und Erstarrung die gleiche Substanz zur Zersetzung kommt, und der isolirte Muskel einen bestimmten Vorrath derselben erhält.

Obgleich der Muskel keinen auspumpbaren Sauerstoff enthält, kann er ohne Blutzufuhr in O-freien Atmosphären und im Vacuum sowohl zahlreiche Contractionen vollziehen als auch todtenstarr werden. Der chemische Process, welcher bei diesen beiden Acten sich vollzieht, ist also keine Oxydation, sondern eine Spaltung, bei welcher, wie die freiwerdende Kraft beweist, stärkere Affinitäten gesättigt werden (Hermann). Da der sich selbst überlassene Muskel beständig Kohlensäure bildet, so darf vermuthet werden, dass der gleiche Spaltungsprocess schon in der Ruhe langsam abläuft, und zur Erstarrung führt, wenn der Vorrath der spaltbaren Substanz erschöpft ist, dass ferner Wärme und die Reize den Spaltungsprocess beschleunigen. Die krafterzeugende (inogene) Substanz muss wegen der CO_2- und Milchsäurebildung C-haltig sein; manche vermuthen dieselbe in dem Glycogen. Jedenfalls muss sie, oder eine Vorstufe derselben durch das Blut zugeführt werden, da nur dies die Erschöpfung des Muskels verhindern kann. Da aber nur arterielles Blut diese Eigenschaft hat, muss weiter geschlossen werden, dass auch Sauerstoff sich an dem beständigen Ersatz der fraglichen Substanz betheiligt, also eine oxydative Synthese vorliegt. Ausserdem gehört zur Erhaltung des Muskels die Fortschaffung der Umsatzproducte (CO_2, Milchsäure) durch das Blut.

Eine viel discutirte Frage ist, ob auch N-haltige Substanz bei der Muskelarbeit verbraucht wird. Allmählich sind fast alle Grundlagen dieser Behauptung (vgl. p. 158 und 213) hinweggeräumt, und ausserdem direct nachgewiesen worden, dass die während der Arbeitszeit verbrauchte Quantität von Eiweisskörpern (berechnet aus dem ausgeschiedenen Harnstoff) selbst bei übertrieben hoher Annahme ihrer Verbrennungswärme nicht im Stande ist, die geleistete Arbeit (in Wärmeeinheiten ausgedrückt) zu erklären (Fick & Wislicenus, Frankland). Die Analogie der Contraction mit der Erstarrung könnte auf die Vermuthung führen, dass auch bei ersterer eine Myosinausscheidung stattfinde (vgl. auch unten); dann müsste man aber annehmen, dass das ausgeschiedene Myosin bei der restitutiven Synthese der inogenen Substanz, welche hiernach N-haltig und von höchst compli-

cirter Constitution wäre, wieder zur Verwendung kommt (Hermann). Eine isolirte Darstellung dieser Substanz ist wegen ihrer grossen Zersetzlichkeit, auf welcher ja die Muskelleistung beruht, nicht zu erwarten.

Dass sehr anstrengende Muskelarbeit trotzdem mit Vermehrung der Harnstoffausscheidung verbunden ist, wird häufig beobachtet; vermuthlich beruht dies auf wirklicher Erschöpfung und Erstarrung einzelner Fasern, wobei Eiweiss definitiv zerfällt. Diese Abnutzung im Muskel kann nur durch die morphologische Neubildung von Fasern ausgeglichen werden.

Die Ermüdung kann auf ein Zurückbleiben der Restitution hinter der Spaltung bezogen werden (vgl. p. 198). Die Unabhängigkeit beider Processe documentirt sich in der Veränderlichkeit des respiratorischen Quotienten und in seiner Zunahme bei der Arbeit; hier ist das Restitutionsbedürfniss besonders gross, die Beschleunigung der Blutzufuhr daher sehr zweckmässig. Das O-Anziehungsvermögen des Muskels kann durch reducirende Wirkungen nachgewiesen werden (Grützner, Gscheidlen).

Der Verkürzungsvorgang selbst ist noch vollkommen unerklärt; auch für ihn dürfte sich der Schlüssel dereinst in der Erstarrungsverkürzung finden. Für letztere ist ein Zusammenhang mit dem chemischen Process insofern angedeutet, als eine Eiweisscoagulation nachgewiesen ist, und jedes gefaserte eiweisshaltige Gewebe (Sehnen, Nerven, Fibrinflocken etc.) sich bei der Coagulationstemperatur des Eiweisses in der Faserrichtung verkürzt (Hermann). Eine Erklärung hierfür ist aber noch nicht gegeben. Für die eigentliche Contraction aber, sollte sie auch mit einer Eiweissabscheidung zusammenhängen, wäre dann noch ihr Wiederverschwinden zu erklären. Endlich die Fortleitung der Erregung längs der Faser, ein Vorgang, welcher der Nervenleitung genau entspricht, sowie der Uebergang der Erregungsleitung von Nerv auf Muskel, bilden eine weitere Reihe ungelöster Fragen.

Gewöhnlich betrachtet man die Verkürzung als Resultat einer Anziehung von Theilchen in der Längsrichtung des Muskels, ohne dass aber diese Theilchen und die Natur der Anziehungskraft ermittelt wären. Gegen solche Theorien wurde früher der Schwann'sche Versuch (p. 191) geltend gemacht, nach welchem die Muskelkraft mit zunehmender Verkürzung abnimmt, während Anziehungskräfte mit der Annäherung der Theilchen wachsen. Indess würde auch eine auf (z. B. electrodynamischer) Anziehung beruhende verkürzungsfähige Vorrichtung das Schwann-sche Verhalten zeigen, sobald sie elastische Zwischenglieder erhält. Auch die Quellung der anisotropen Theile des Muskels bei der Contraction ist zum Ausgangspunct einer Theorie der letzteren gemacht worden (Engelmann). Für die Fortleitung der Erregung spielt vermuthlich der Actionsstrom eine wesentliche Rolle (s. beim Nerven). Wichtig ist, dass die Negativität der erregten Stelle früher eintritt als ihre Verkürzung (vgl. p. 206).

II. Die glatten Muskeln.

Die Verkürzung der glatten Muskeln ist so träge (p. 187), dass man bei Reizung, z. B. der Darmwand, ohne weitere Hülfsmittel ein langes Latenzstadium, ferner die Verkürzung und die Wiedererschlaffung beobachten kann; Curven lassen sich leicht gewinnen, und zeigen ausser dem gestreckten Verlauf ähnliches Verhalten wie die der quergestreiften Muskeln. Local erregte Verkürzungen pflanzen sich sehr langsam (20—30 mm. p. sec.) im glatten Muskelgewebe nach allen Richtungen fort, gehen also von einer Faserzelle auf die benachbarte über (Engelmann). Die Reize sind anscheinend dieselben wie für die anderen Muskeln, doch scheint im glatten Muskelgewebe auch automatische Contraction vorzukommen. Die indirecte Reizung lässt sich am besten an den Gefässnerven demonstriren. Ueber das galvanische Verhalten s. p. 205.

Bei der Untersuchung im polarisirten Lichte zeigen sich die glatten Muskelfasern in ganzer Ausdehnung doppeltbrechend, mit längsliegender optischer Axe (Brücke).

Die chemischen Bestandtheile der glatten Muskelfasern sind anscheinend dieselben, wie die der quergestreiften. Auf spontan gerinnbare Substanzen darf man aus der auch hier auftretenden Todtenstarre schliessen. Die Reaction wird stets neutral oder alkalisch gefunden (du Bois-Reymond); es ist daher unentschieden, ob auch hier bei der Starre eine Säurebildung stattfindet, welche vielleicht nicht genügt, das Alkali zu besiegen, oder so langsam erfolgt, dass der alkalisch machende Fäulnissprocess gleichen Schritt hält. Am contrahirten Uterus reagiren die Muskeln sauer (Siegmund).

Weiteres ist über diese der Untersuchung schwer zugänglichen Gebilde nicht bekannt.

III. Die contractilen Zellkörper.

Die contractile Substanz kommt ausser in Form des Muskelgewebes auch in freien, membranlosen Conglomeraten vor, und bildet dann feinkörnige, meist microscopisch kleine Massen von sehr wechselnder Form, welche Kerne einschliessen, und deren Substanz man als Protoplasma bezeichnet. Solche contractile Massen sind: die ganze Leibessubstanz vieler niederer Thier- und Pflanzenformen (Amöben, Myxomyceten etc.), oder wenigstens die Weichtheile derselben (Rhizopoden), die farblosen Blutkörperchen und die ihnen analogen Binde-

gewebs-, Lymph-, Milz-, Schleim-, Eiterkörperchen der höheren Thiere; ferner der Inhalt vieler Pflanzenzellen.

Die beobachteten Bewegungen sind: 1. Amöboide Bewegung, d. h. Aussenden und Wiedereinziehen einfacher oder sich verzweigender Fortsätze, wodurch das Gebilde activ wandern, und ferner fremde Körnchen in sich aufnehmen kann. 2. Fädchenströmung; die Ausläufer sind hier feine lange Fäden (Pseudopodien), ebenfalls wiedereinziehbar, mit einer strömenden Bewegung der Körnchen, welche zum Theil über die Oberfläche hervorragen. 3. Glitschbewegung, d. h. gleitende Bewegung einer oberflächlichen körnerfreien Schicht, durch welche das Gebilde sich fortbewegen kann. Bei Pflanzen finden sich ausser Fädchenströmungen in Strängen welche die Zellen durchziehen, auch rotirende Bewegungen körniger Randschichten der Zellen, entweder in sich allein oder mit Hinzuziehung der durchziehenden Fäden. Im Innern des körnigen Protoplasma sieht man Körnchen häufig in tanzender Molecularbewegung, ferner sieht man Bildung und Verschwinden kleiner mit Flüssigkeit oder Gas gefüllter Hohlräume (Vacuolen).

Diese Bewegungen wurden durch die Temperatur stark beeinflusst; sie können nur in einem gewissen Bereiche bestehen, dessen Minimum bei 0°, dessen Maximum bei etwa 40° liegt; in diesem Bereich sind sie um so lebhafter, je höher die Temperatur. Die Grenztemperatur sistirt die Bewegung bei kurzer Einwirkung nur vorübergehend, bei längerer für immer (Wärmestillstand, Wärmestarre). Eine weitere Bedingung ist die Sauerstoffzufuhr. Endlich darf die umgebende Flüssigkeit in ihrer Zusammensetzung, Concentration und Reaction nicht weit von der natürlichen abweichen. Wasser, fast alle Salze, Alkohol etc. heben sie auf, ebenso stark alkalische, besonders aber saure Reaction. Specifisch lähmend wirken manche Alkaloide, besonders Chinin (Binz).

Alle Protoplasmabewegungen sind automatisch, der Isolation der Gebilde entsprechend. Bei einigen festliegenden ist Nerveneinfluss behauptet, aber auch bestritten worden. Künstliche Reize bewirken meist allgemeine Contraction mit Annäherung an die Kugelform, unter Einziehung der Ausläufer und Stillstand der Strömungen; als solche wirken electrische Stromesschwankungen, Temperaturänderungen, Zerrung, Druck, chemische Einflüsse.

Eine befriedigende Erklärung der Protoplasmabewegungen existirt

nicht; zahlreiche Analogien deuten auf eine Verwandtschaft des Protoplasma mit dem Muskelinhalt hin.

IV. Die Flimmer- und Samenkörperbewegung.

Beim Menschen kommt die Flimmer- oder Wimperbewegung vor: 1. auf der ganzen Respirationsschleimhaut mit ihren directen Fortsetzungen, d. h. Nasenschleimhaut (mit Ausnahme der Regio olfactoria), Nebenhöhlen der Nase, Thränencanal und Thränensack; Cavum pharyngonasale, Tuba und Paukenhöhle; Kehlkopf (mit Ausnahme der Stimmbänder), Luftröhre, Bronchien (bis an die Alveolen); 2. auf der inneren Genitalschleimhaut, nämlich Uterus, Tuben, Parovarium; Epididymis; 3. auf dem Ependym der Hirnhöhlen und des Rückenmarkscanals. Die oberflächliche Epithelschicht dieser Flächen ist mit feinen structurlosen Härchen (Flimmercilien) dicht besetzt, welche unaufhörlich hin und her schwingen. Schleim, Wasser, Staub, das Ovulum etc. werden dabei in einer bestimmten Richtung fortgeschoben, offenbar weil die Schwingung in einer Ebene geschieht und nach der einen Richtung schnellerer Ausschlag stattfindet als nach der anderen. Abgelöste Flimmerzellen rudern sich durch die Cilien selber fort, ebenso niedere mit Cilien bedeckte Organismen, und Stücke von Flimmerhäuten, welche man auf die Flimmerseite legt. Dasselbe gilt von den Samenkörpern, welche als ein Körper mit einer einzigen Cilie zu betrachten sind (vgl. 4. Abschn.).

Legt man auf eine Flimmerhaut in passender Richtung eine leichte Walze, so geräth dieselbe in Rotation, welche, an einem Zeiger beobachtet (Calliburces), oder mittels galvanischer Contacte desselben registrirt (Engelmann), zur Beobachtung der Energie dienen kann. Die Kraft der Flimmerbewegung ist nicht unbedeutend; sie kann Lasten von über 3 grm. pro Qu.-mm. horizontal fortbewegen (Wyman). Bei schräger oder verticaler Aufwärtsbewegung kann 1 Qu.-cm. p. Minute 6,8 grm.-mtr. Arbeit leisten, oder die Zellen ihr eigenes Gewicht über 4 mtr. hoch heben (Bowditch).

Die Flimmerbewegung ist durchaus automatisch, vom Nervensystem durchweg unabhängig, und kann nach dem Tode des Thieres noch lange bestehen bleiben. Doch pflanzen sich die Schwingungsphasen wellenförmig über das Epithel fort, es scheint also eine Art Erregungsleitung von Zelle zu Zelle stattzufinden. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird zu mindestens 0,5 mm. p. sec., die Schwingungszahl eines Härchens zu mindestens 6—8 p. sec. angegeben (Engelmann).

Die Bedingungen der Bewegung sind fast genau dieselben wie

für die Protoplasmabewegung: Erhaltung der Concentration der Flüssigkeit, Sauerstoffzutritt (Kühne, nach Engelmann kann derselbe lange Zeit entbehrt werden), mittlere Temperatur; Erhöhung der Temperatur wirkt beschleunigend (Calliburces), ebenso electrische Stromesschwankungen (Kistiakowsky); sehr niedrige und sehr hohe Temperaturen bewirken einen Stillstand, der bei normaler Temperatur wieder aufhört: Kälte- und Wärmetetanus (Roth); bei 45° erfolgt bleibender Stillstand unter Säurebildung: Starre; eine spontane Starre tritt nach der Entfernung aus dem Organismus ein. Sehr schädlich sind auch hier die Säuren; der Einfluss der Alkalien, spontan erloschene Flimmer- und Zoospermienbewegung wieder zu erwecken (Virchow), beruht daher vielleicht nur auf Neutralisation schädlicher Säuren (Roth; während Engelmann auch den Säuren, dem Alkohol, Aether etc. wiederbelebende Kraft zuschreibt).

Auch die Flimmerbewegung ist noch vollständig unerklärt; das active Element scheint in dem Zellprotoplasma zu liegen, während die Cilien nur passiv bewegt werden; es liegt also eine besondere Form der Protoplasmabewegung vor.

Achtes Capitel.

Die Bewegungen des Skelets und die Locomotion.

I. Die Mechanik des Skelets.

Die Knochen sind grösstentheils beweglich mit einander verbunden. Absolut unbeweglich für solche Kräfte, die nicht das Bestehen des Organismus gefährden, ist nur die Verbindung der Knochen durch Nähte, wie sie am Schädel vorkommt. Durch Naht verbundene Knochen hat daher die Mechanik als ein unveränderliches Ganzes zu betrachten. Unter den beweglichen Knochenverbindungen sind zwei Formen zu unterscheiden: Die erste gestattet nur eine sehr geringe, aber der Richtung nach ziemlich unbeschränkte Bewegung; der Complex der verbundenen Knochen besitzt eine durch die Verbindung gegebene stabile Gestalt, aus welcher er nur durch bedeutende Kräfte entfernt werden kann, und in die er beim Nachlassen derselben mit elastischen Kräften zurückschnellt; diese Form bilden die Synchon-

drosen oder Symphysen. Die zweite Form gestattet eine ausgiebige, aber der Richtung nach beschränkte Bewegung, ohne wesentlichen Widerstand; sie bedingt also keine Gleichgewichtsstellung; diese Form bilden die Gelenke.

1. Die Synchondrosen.

Die Synchondrosen werden dadurch gebildet, dass zwei einander gegenüber stehende, meist congruente, Knochenflächen durch ein festeres oder weicheres Bindemittel, meist hyalinen oder Faserknorpel, zusammengekittet sind. Das Ausweichen des Bindemittels nach den Seiten wird durch eine ligamentöse Umhüllung der Verbindungsstelle verhindert. Die Beweglichkeit dieser Knochenverbindungen hängt ab: 1. von der absoluten Festigkeit des Bindemittels; 2. von den Dimensionen desselben; die Beweglichkeit ist nämlich (abgesehen von dem ad 3. genannten Einfluss) direct proportional der Länge der Verbindung, d. h. dem Abstande der beiden Knochenflächen, und umgekehrt proportional dem Querschnitt des Bindemittels, d. h. der Grösse der Knochenflächen; 3. von der Straffheit des umhüllenden Bandes. — Immer ist die Beweglichkeit sehr gering, und Muskelzüge haben daher auf derartige Knochenverbindungen fast keinen Einfluss. Dagegen ist die Elasticität derselben von grosser Bedeutung, namentlich für die Wirbelsäule, in welcher eine ganze Reihe von Synchondrosen (die Intervertebralknorpel) auf einander folgen, und dadurch der mehrfach gekrümmten Säule eine gewisse Biegsamkeit und grosse Elasticität verleihen (Näheres s. unter Stehen).

2. Die Gelenke.

Bei den Gelenken sind die der Bewegung entgegenwirkenden Widerstände auf ein Minimum reducirt. Dagegen ist die Richtung der Bewegungen schon durch die Form der Gelenkverbindung mannigfach beschränkt. — Die beiden mit einander in Gelenkverbindung tretenden Knochen kehren sich zwei glatte, überknorpelte Flächen (Gelenkflächen) zu, welche durch gewisse weiter unten zu besprechende Mittel beständig in möglichst ausgedehnter gegenseitiger Berührung gehalten werden.

a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen.

Die übersehbarsten Gelenkformen entstehen, wenn die Gelenkflächen an ihren einander berührenden Abschnitten beständig mit allen Puncten in Berührung bleiben, d. h. auf einander schleifen. Hierzu müssen die beiden Flächen nicht allein congruent sein, sondern

sie müssen, damit überhaupt Bewegung gestattet sei, die Gestalt von Rotationsflächen haben. Die Axe der Rotationsfläche ist dann zugleich Drehaxe des Gelenkes, und das Gelenk ein einaxiges oder Charniergelenk (Ginglymus). Nur in dem Falle, wo die Gelenkfläche kuglig ist, kann jeder Durchmesser Drehaxe sein, das Kugel- oder Nussgelenk (Arthrodie) ist also vielaxig.

Rotationsflächen entstehen durch Rotation einer beliebigen ebenen Curve (die erzeugende genannt) um eine in ihrer Ebene liegenden Grade. Die hauptsächlichsten sind: der Cylinder und der Kegel (die erzeugende Curve ist eine Grade), die Kugel (die erzeugende ist ein Halbkreis, die Axe ihr Durchmesser), das Rotations-Paraboloid, -Ellipsoid und -Hyperboloid; durch Rotation von Bogenstücken entstehen ferner sphäroidische Flächen, wenn die Axe auf der concaven, und sog. Sattelflächen, wenn sie auf der convexen Seite liegt. Durch Rotation beliebiger Curven entstehen zahllose drehrunde und gekehlte Formen.

Ein vollkommenes Schleifen gestatten auch die Schraubenflächen, Rotationsflächen, bei deren Entstehung die erzeugende Curve eine dem Rotationswinkel proportionale Verschiebung parallel der Drehaxe erleidet. Bei den Schraubengelenken findet in Folge dessen mit der Drehung eine gegenseitige Verschiebung beider Knochen in der Axenrichtung Statt, wie bei einer Schraube in ihrer Mutter.

Die Bedingungen vollkommenen Schleifens sind nur bei einem Theile der im Körper vorhandenen Gelenke verwirklicht, und auch hier nirgends mit mathematischer Genauigkeit. Bei einer grossen Zahl von Gelenken sind die Gelenkflächen nicht congruent, so dass eine vollkommene und beständige Berührung unmöglich ist. Auch für die bereits besprochenen Formen sind Stellungen möglich, in welchen eine nicht ganz vollkommene, sondern nur annähernde Deckung stattfindet; dadurch ist z. B. den Gelenken mit sattelförmigen Flächen (s. oben) ausser der Drehung um die Rotationsaxe noch eine zweite gestattet, um eine Axe, welche zu jener senkrecht gerichtet ist, nämlich um eine durch das geometrische Centrum des rotirenden Kreisbogens gehende, zur Rotationsaxe senkrechte Axe, vorausgesetzt, dass die eine Gelenkfläche nur einen kleinen Theil der anderen bedeckt; solche Gelenke sind daher annähernd zweiaxig. Ueberall, wo keine unmittelbare Berührung der Gelenkflächen stattfinden kann, werden die Lücken durch gewisse im Gelenke befindliche Weichtheile und Flüssigkeiten ausgefüllt.

Wenn eine vollkommene Deckung der Gelenkflächen nicht erforderlich ist, so wächst dadurch die Zahl der Gelenkformen und die Möglichkeit ihrer Bewegungen in's Unübersehbare. Auch wird es

dann unmöglich, aus der blossen Form der beiden Gelenkflächen auf die Beweglichkeit zu schliessen, da die Beschränkungen derselben überwiegend von den übrigen Bestandtheilen des Gelenkes herrühren. Eine allgemeine Betrachtung dieser unregelmässigen Gelenke, deren Flächen nicht Rotationskörpern angehören, ist daher unmöglich; jedes einzelne aber durchzugehen, würde, selbst wenn die Forschung bereits alle behandelt hätte, hier zu weit führen.

b. Die Haftmechanismen.

Die beständige und möglichst innige Berührung der beiden Gelenkflächen wird durch folgende Mittel erhalten: 1. Der Raum zwischen beiden Gelenkflächen ist nach aussen abgeschlossen. Beide Knochenenden werden nämlich durch ein kurzes Rohr miteinander verbunden, das um den Umfang jedes Gelenkkopfes angewachsen ist (Gelenkkapsel); die so gebildete Höhle hat nur ein capillares Lumen, und ist mit einer entsprechenden Menge einer zähen, schlüpfrigen Flüssigkeit (Gelenkschmiere, Synovia) erfüllt. Die beiden Gelenkflächen können sich demnach nicht weiter von einander entfernen, als die geringe in der Gelenkhöhle befindliche Flüssigkeitsmenge gestattet. Jede weitere Entfernung verhindert der äussere Luftdruck mit einer Kraft, die gleich ist dem Product aus dem Flächeninhalt der Sehnenfläche des schleifenden Flächenabschnitts und dem barometrischen Luftdruck für die Flächeneinheit. Diese Befestigung ist namentlich für Gelenke mit grossen Flächen von Wichtigkeit, besonders für die Kugelgelenke, bei welchen jede andere Befestigungsweise die allseitige Beweglichkeit beschränken muss. Beim Hüftgelenk, dem grössten Kugelgelenk des Körpers, ist die kleinere Gelenkfläche (die des Acetabulum) so gross, dass der Luftdruck dem Gewicht des ganzen Beins das Gleichgewicht hält, so dass letzteres nicht herabfällt, nachdem man alle umgebenden Weichtheile und selbst die Gelenkkapsel durchschnitten hat (Gebr. Weber); die Fläche des Acetabulum wird noch vergrössert und der Schluss des Gelenks gesichert durch einen den freien Rand umgebenden zugeschärften elastischen Knorpelring (Labrum cartilagineum), der sich bei allen Bewegungen innig an den Schenkelkopf anschmiegt. — Wo eine mangelhafte Congruenz der Gelenkflächen einen grösseren Gelenkhohlraum nöthig macht, ist der grösste Theil desselben nicht durch flüssige Synovia, sondern durch verschiebbare Knorpel, Fettmassen oder Bänder, welche durch die Gelenkhöhle gehen, ausgefüllt; das ausgebildetste Gelenk dieser Art ist das Knie-

gelenk. 2. Bei fast allen Gelenken dienen ausserdem noch ligamentöse Massen zur Befestigung; dieselben bestehen entweder in gespannten Bändern, welche von einem Knochen zum andern hinübergehen (meist mit der Kapsel verwachsen), oder in gespannten Theilen der Kapsel selbst. Da die Haftbänder eine beständige Spannung besitzen müssen, so können sie nur so liegen, dass sie die Bewegung nicht hindern, also bei Charniergelenken an beiden Enden der Drehaxe. Bei den meisten Gelenken mit nicht congruenten Flächen werden erst durch die Insertion der Haftbänder die Drehaxen bestimmt. 3. Einen wesentlichen Beitrag zur Aneinanderheftung der Gelenkenden liefert die Spannung und Contraction der umgebenden Muskeln.

c. Die Hemmungsmechanismen.

Die Vorrichtungen, welche nicht die Richtung, sondern die Ausgiebigkeit der Gelenkbewegungen bestimmen, sind folgende: 1. besondere Gestaltung des Knochens; so bildet z. B. beim Ellbogengelenk das Anstemmen des Olecranon ulnae gegen den Sinus maximus humeri eine absolute Grenze für die Extension des Vorderarms; 2. sog. Hemmungsbänder, d. h. Ligamente, welche bei mittleren Gelenkstellungen ungespannt sind, aber bei gewissen extremen Stellungen sich anspannen (auch bei den Gelenken mit Knochenhemmung tritt häufig schon vor der Erreichung dieser eine elastische Bandhemmung ein). Einen Fall, wo die Haftbänder zugleich die Rolle von Hemmungsbändern spielen, liefern die sog. Spiralgelenke, von denen das Kniegelenk das auffallendste Beispiel bietet. Ein Sagittalschnitt durch das Gelenkende des Femur zeigt als Begrenzung eine Spirale, deren Mittelpunct nach hinten liegt und deren Vectoren von hinten nach vorn an Länge zunehmen. An den Endpuncten einer quer durch diesen Mittelpunct gelegten Axe (Tuberositas condyli interni und externi femoris) sind die oberen Enden der beiden Ligamenta lateralia befestigt (das untere Ende des inneren ist am Condylus internus tibiae, das des äusseren am Capitulum fibulae angeheftet). Durch diese beiden Bänder wird das Kniegelenk zu einem unvollkommenen Charniergelenk. Dadurch aber, dass bei flectirtem Knie die kleinsten Vectoren der Spirale, bei vorschreitender Extension immer grössere in die Richtung der Bänder einrücken, wird der Abstand ihrer Ansatzpuncte, mithin ihre Spannung, von der Flexions- zur Extensionsstellung stetig vergrössert, bis zu einem Maximum, über welches hinaus eine weitere Extension unmöglich ist. Hierdurch wird zugleich bewirkt,

dass die Drehung des Unterschenkels um seine Längsaxe nur in der Flexion unabhängig vom Oberschenkel möglich ist, nicht aber bei gestrecktem Bein, wo Unter- und Oberschenkel durch jene Einkeilung ein einziges Stück bilden. 3. Auch die die Gelenke umgebenden Weichtheile (Muskeln, Sehnen, Haut) können ähnlich wie die Hemmungsbänder den Bewegungen durch ihre Anspannung Grenzen setzen.

Bei Muskeln, welche über zwei Gelenke laufen, kommt es vor, dass die Beugung oder Streckung des einen den Muskel der Art spannt, dass er zum Hemmungsbande für das andere wird (passive Insufficienz; unter activer Insufficienz versteht man den entgegengesetzten Fall, der ebenfalls bei zweigelenkigen Muskeln vorkommt, dass die Beugung oder Streckung des einen Gelenks den Muskel der Art abspannt, dass seine Contraction keinen Effect mehr hat; C. Hüter, Henke).

II. Die Wirkung der Muskeln.

Die Verkürzungsfähigkeit der Muskeln wird auf die mannigfaltigste Art benutzt, um Körpertheile, welche gegen einander beweglich sind, aus ihrer Gleichgewichtslage zu bringen, und dadurch Formveränderungen am Körper hervorzubringen. Die Gleichgewichtslage der Körpertheile wird durch mannigfache mechanische Einflüsse bestimmt, haupsächlich durch Schwere und Spannung (Elasticität).

Die Formveränderung, welche durch die Verkürzung eines Muskels (zunächst möge man sich statt des Gesammtmuskels eine einzelne Muskelfaser denken) bewirkt wird, lässt sich in jedem Falle berechnen, wenn die Gleichgewichtslage und die Beweglichkeit der zu bewegenden Objecte sowie die Situation des Muskels bekannt ist.

Die Muskelfasern sind entweder in geschlossenen Curven angebracht (z. B. die des Herzens, die Ringfasern des Darms, der Arterien, der Iris), dann wird durch ihre Contraction, d. h. durch Verkürzung des Umfangs der umschlossenen Figur, im Allgemeinen auch ihr Inhalt verkleinert, wobei zugleich eine Tendenz zur Annahme der Kreisform vorhanden ist, weil diese den grössten Inhalt bei gegebenem Umfang gestattet. — Oder (der Hauptfall bei den animalischen Muskeln) die Fasern sind zwischen zwei von einander unabhängigen Puncten ausgespannt; dieselben werden dann durch die Muskelcontraction einander genähert; ihre Verschiebungen verhalten sich umgekehrt wie die vorhandenen Widerstände; ist der eine Punct fest, so wird die ganze Kraft auf den andern verwendet. Die Richtung der Verschiebung braucht durchaus nicht mit der graden Verbindungslinie beider Puncte zusammenzufallen, sie hängt ab: bei frei beweglichen Puncten nur von

der Richtung des sich inserirenden Muskel- oder Sehnenstranges, die durch rollenartige Vorrichtungen sehr häufig von jener Verbindungslinie abweicht; bei Puncten von beschränkter Beweglichkeit von der Richtung, welche gestattet ist. Immer wird eine Stellung erreicht, bei welcher die Insertionspuncte des Muskels einander nähergerückt sind, wozu oft beide Puncte ganz andre Wege zurücklegen müssen als ihre grade Verbindungslinie. Ein instructives Beispiel hierfür liefert die p. 85 erörterte Wirkung der Intercostalmuskeln auf die Rippen.

Beschränkte Bahn ist der gewöhnliche Fall bei den durch Gelenke verbundenen Knochen. Hier kann nur diejenige Componente des Muskelzuges wirksam werden, welche in die augenblickliche Tangente zur gestatteten Bahn fällt, während die zur Bahn normale Componente für die Bewegung fortfällt, d. h. der entsprechende Kraftantheil durch Druck auf die Widerstand leistenden Gelenkflächen etc. in Wärme verwandelt wird. Bei den einaxigen Gelenken ist der Knochenpunct gezwungen in einer zur Drehaxe senkrechten Kreisbahn zu bleiben. Hier ist also die Zugwirkung zu zerlegen in eine bewegende (tangentiale) und eine unwirksame (gegen die Axe gerichtete) Componente. Liegt die Zugrichtung nicht in der Ebene des Kreises, so kommt noch eine dritte Componente längs der Axe hinzu, welche nur dann wirksam ist, wenn das Gelenk eine Verschiebung längs der Axe gestattet. Das Drehmoment einer Muskelkraft in Bezug auf eine Axe, d. h. das Product aus der Kraft mit dem kleinsten Abstande zwischen Kraftrichtung und Drehaxe, ist stets leicht zu übersehen.

In Fig. 26, welche zwei durch ein Charnier c verbundene Knochen c a und c b darstellt, ist d g ($d_1 g_1$) die bewegende, und d h ($d_1 h_1$) die unwirksame Componente der Muskelfaser d e, wenn d f die Zugkraft darstellt. Man sieht, dass d g mit zunehmender Beugung zunimmt, d h dagegen abnimmt. Noch einfacher übersieht man dies aus den Drehmomenten; bleibt die Kraft constant, so muss ihr Drehmoment mit dem Lothe c k von c auf d e zunehmen.

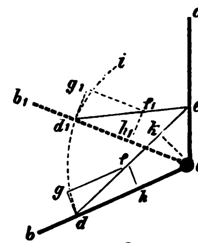


Fig. 26.

Wo mehrere Zugkräfte gleichzeitig auf denselben Punct einwirken, sind dieselben nach dem Parallelogramm der Kräfte successive zusammenzusetzen, um die Resultirende zu finden. Wirkt letzterer eine gleiche und entgegengesetzt gerichtete Kraft entgegen, so bleibt der Punct im Gleichgewicht. Ist der Punct gezwungen auf gegebener Bahn zu bleiben, so ist er schon dann im Gleichgewicht, wenn die Resultirende zur Bahn normal steht. — Die Zusammensetzung muss

sowohl für die einzelnen Fasern desselben Muskels geschehen, um dessen resultirende Zugrichtung zu finden, als für verschiedene auf denselben Punct wirkende Muskeln.

Wirken mehrere Muskeln nicht auf den gleichen Punct, aber auf ein starres Punctsystem, so ist die Behandlung besonders einfach wenn dasselbe eine feste Drehaxe, oder einen festen Drehpunct hat (im letzteren Falle hat jeder Muskelzug seine besondere Drehaxe); man kann nämlich jetzt die Drehmomente als Längen auf die Drehaxen vom Drehpunct aus auftragen (in positiver oder negativer Richtung je nach dem Sinn des Drehmoments) und durch Zusammensetzung dieser Längen nach dem Parallelogramm der Kräfte die resultirende Drehaxe und das resultirende Drehmoment finden.

Eine Anwendung dieses „Parallelogramms der Drehmomente" s. bei der Lehre von den Augenbewegungen. Für die Rechnung ist es bequemer statt der Drehaxe und des Drehmomentes jedes einzelnen Muskels (resp. seiner resultirenden Zugrichtung) die Componenten nach drei zu einander senkrechten Drehaxen anzugeben. Als Beispiel diene folgende Tabelle für die Drehmomente der Hüftmusculatur beim Stehen (nach A. E. Fick), in welcher die drei Axen frontal (Flexion +, Extension —), sagittal (Abduction +, Adduction —) und vertical (Rotation nach aussen +, nach innen —) angenommen sind.

Muskel	Flexions-moment	Abductions-moment	Rotations-moment
Glutaeus max.	— 157,6	— 66,6	+ 78,2
Pyriformis	— 3,3	+ 15,1	+ 15,9
Obtur. und Gemelli	— 2,8	— 7,6	+ 18,8
Quadratus femoris	+ 0,3	— 26,2	+ 25,2
Semitendinosus	— 20,8	— 8,4	— 1,6
Biceps, cap. long.	— 32,7	— 9,9	+ 0,9
Semimembranosus	— 20,5	— 7,3	— 1,3
Adductor magn., ob. Partie	+ 4,0	— 17,5	+ 2,1
„ „ unt. „	— 42,7	— 67,1	— 1,4
Psoas und Iliacus	+ 76,6	0	— 12,2
Pectineus	+ 11,6	— 10,6	— 1,9
Adductor brevis	+ 26,5	— 42,2	+ 2,2
„ longus	+ 33,7	— 40,6	— 1,9
Gracilis	+ 3,9	— 17,6	0
Sartorius	+ 11,2	+ 4,0	+ 0,7
Tensor fasciae	+ 12,5	+ 7,6	0
Rectus femoris	+ 46,2	+ 14,8	+ 3,0
Glutaeus medius	— 9,9	+ 114,2	— 17,6
„ minimus	+ 7,9	+ 53,9	— 15,8
Obturator ext.	+ 16,8	— 25,1	+ 0,1
Summe	— 40,7 (extendirend).	— 137,2 (adducirend).	+ 93,3 (nach aussen rotirend).

Ebenso für die **Schultermusculatur** (A. E. Fick) bei vertical hängendem Arm (hier bedeutet + Flexion, Adduction, Rotation nach innen; — das Entgegengesetzte):

Muskel	Componenten des Moments			Grösse des Moments	Winkel der Drehaxe mit der		
	Flexion	Adduction	Rotation		Flexionsaxe	Adductionsaxe	Rotationsaxe
Coracobrachialis . . .	+ 30,1	+ 20,9	0	36,7	34,5°	55°	90°
Cap. brev. bicipitis .	+ 34,4	+ 19,0	+ 4,2	39,5	29	61	84
Infraspin. Port. 1 . .	+ 8,3	— 10,6	— 23,3	26,9	72	113	150
„ „ 2 . .	+ 10,9	+ 4,6	— 19,3	22,7	61	78	148,5
Teres major	— 33,3	+ 43,1	— 10,3	55,4	127	39	79
Supraspinatus	+ 4,6	— 23,6	+ 10,3	26,2	80	154,5	113
Cap. long. bicipitis .	— 8,0	+ 23,6	0	24,9	109	19	90
Teres minor	+ 6,6	+ 18,4	— 13,5	23,8	74	39,5	125
Subscapul. Port. 1 .	+ 5,2	— 10,7	+ 22,3	25,3	78	115	28
„ „ 2 .	— 9,5	— 17,8	+ 23,3	26,2	111	106	27
„ „ 3 .	— 17,2	— 5,2	+ 16,4	24,3	135	102	47,5
Deltoideus Port. 1 .	+ 32,8	+ 7,8	+ 8,9	34,8	20	77	75
„ „ 2 .	+ 23,8	— 9,8	+ 11,8	28,3	33	110,5	56
„ „ 3 .	— 8,4	— 28,5	— 5,4	30,1	106	161	96,5
„ „ 4 .	— 24,8	— 6,0	— 5,8	26,2	161	103	103
„ „ 5 .	— 35,3	+ 20,6	— 7,0	41,5	148,5	60	100
„ „ 6 .	— 28,3	+ 42,9	— 8,2	52,1	123	34,5	99
„ „ 7 .	— 28,2	+ 60,9	— 10,1	67,9	114,5	26	98,5
Cap. long. bicipitis .	+ 9,2	— 20,4	+ 11,6	25,4	68,5	143,5	62,5

Mit Aenderung der Lage ändern sich natürlich auch die Drehaxen und die Momente.

Für eine verlangte Bewegung lassen sich ferner durch Rechnung diejenigen Muskelcontractionen angeben, welche sie bewirken; hierzu muss die Bewegung unendlich klein angenommen werden, und ferner muss, damit die Aufgabe bestimmt werde, das Minimum von Muskelanstrengung vorausgesetzt sein (es könnten z. B. zwei antagonistische Muskeln sich contrahiren ohne auf das Resultat einzuwirken), eine Bedingung, welche auch in der Natur wahrscheinlich stets erfüllt ist.

Im Vergleich zum Angriffspunct der zu bewegenden Lasten oder zu bewältigenden Widerstände greifen die Muskeln meist relativ nahe den Drehaxen an, wirken also an kurzen Hebelarmen. Hierdurch wird Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft gewonnen. Die meisten Hebel des Knochengerüstes sind einarmig, doch kommen auch einzelne zweiarmige vor (z. B. der Vorderarm für den am Olecranon angreifenden Triceps).

Von den Skeletbewegungen sind ausser der schon besprochenen Athembewegung besonders die Bewegungen der Extremitäten von Interesse, jedoch erst zum kleinsten Theile wissenschaftlich untersucht. Die Bewegungen der oberen Extremität sind so ungemein mannigfaltig, dass es schwer sein dürfte eine Uebersicht zu gewinnen. Mehr typisch

sind die Bewegungen der unteren Extremität, von denen hier das Gehen, nach Vorausschickung der Lehre vom Stehen, kurz erörtert werden soll.

III. Das Stehen.

Unter freiem Aufrechtstehen versteht man diejenige Gleichgewichtsstellung des Körpers, bei welcher der Gesammtkörper nur durch die beiden den Boden berührenden Fusssohlen gestützt ist. Wäre der ganze Körper eine starre, ungegliederte Säule, so wäre hierfür keine weitere Bedingung zu erfüllen, als dass der Schwerpunct derselben durch die Unterstützungsfläche (gegeben durch die Berührungspuncte zwischen Fusssohlen und Boden) gestützt wäre, d. h. dass die Schwerlinie (ein durch den Schwerpunct gehendes Loth) den Boden innerhalb der Unterstützungsfläche träfe. Zu einer solchen starren Säule kann aber der Körper nur dadurch werden, dass alle in Betracht kommenden beweglichen Knochenverbindungen unbeweglich festgestellt werden. Beim natürlichen Stehen geschieht diese Feststellung fast ohne Beihülfe von Muskelcontractionen, so dass die Muskeln beim Stehen nur für das allerdings etwas anstrengende Balancement des ziemlich labilen Gleichgewichts beschäftigt sind.

Die in Betracht kommenden Knochenverbindungen sind: die Tarsal- und Tarso-Metatarsal-Gelenke, das Fussgelenk, das Kniegelenk, das Hüftgelenk, die Wirbelverbindungen (die Beckensymphysen können als absolut fest gelten) und die Gelenke zwischen Kopf und obersten Halswirbeln. Die übrigen Knochenverbindungen (des Thorax, der oberen Extremität und der Kiefer) kommen nicht in Betracht, weil die betreffenden Knochen nur an den übrigen aufgehängt sind.

1. *Die Gelenke zwischen Kopf und oberen Halswirbeln.* Die beiden Gelenkflächen zwischen Kopf und Atlas bilden Theile einer einzigen, nach oben concaven Fläche, deren Krümmung frontal geringer ist als sagittal; das Gelenk ist also im wesentlichen zweiaxig, d. h. die sagittale Drehaxe liegt im Kopfe höher als die frontale, und um letztere geschehen die ausgiebigsten Bewegungen. Bei vornüber gebeugtem Kopf gestattet das Gelenk auch eine Rotation des Kopfes auf dem Atlas. Die hauptsächlichste Rotation geschieht aber im Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus; der Proc. odontoideus des letzteren bildet in seinem Gelenk eine verticale Drehaxe für Atlas mit Kopf. Die Gelenkflächen der Proc. obliqui sind im Sagittalschnitt an Atlas und Epistropheus gegen die Gelenkhöhle convex. Da bei

der Zahndrehung diese beiden Flächen auf einander ruhen, so muss Atlas und Kopf in der symmetrischen Mittelstellung am höchsten stehen und bei den Seitwärtsdrehungen etwas heruntergleiten: die Bewegung ist also schraubenartig; vermuthlich wird durch diese Einrichtung die Zerrung des Rückenmarks bei der Seitenwendung des Kopfes verhütet. — Während in den folgenden Knochenverbindungen Alles auf Ersparung von Muskelarbeit und mechanische Fixation berechnet ist, erfordert die allseitige Beweglichkeit des Kopfes, dass die Stellung desselben ausschliesslich von dem Contractionszustande der zahlreichen Muskeln des Halses und Nackens abhängt. Fehlt dieser (im Schlaf etc.), so sinkt bei aufrechter Rumpfstellung der Kopf nach vorn über und stützt sich mit dem Kinn auf die Brust, da der Schwerpunct des Kopfes weiter nach vorn liegt, als sein Unterstützungspunct.

2. *Die Wirbelsäule.* Da die Wirbelverbindungen der Hauptsache nach Synchondrosen sind, so bildet die Wirbelsäule einen starren, aber etwas biegsamen und sehr elastischen Stab; derselbe ist mehrfach gekrümmt, nach vorn convex in der Hals- und Lendengegend, nach vorn concav im Brust- und Kreuzbeintheil. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule, welche im Kreuztheil ganz fehlt, nimmt nach oben zu, weniger durch die Abnahme des Querschnitts der Intervertebralknorpel (denn dieser Einfluss wird zum Theil compensirt durch die parallel gehende Abnahme der Höhe derselben; vgl. p. 220), als durch die Beschaffenheit der wahren Gelenke zwischen den Processus obliqui. In der Lendenwirbelsäule stehen diese Gelenkflächen fast vertical, sagittal und nahezu einander parallel (schwach nach vorn convergent), so dass jeder obere Wirbel wie eingezapft in den unteren eingreift; Rotation um die Längsaxe ist dadurch vollkommen verhindert, auch Beugung und Streckung sowie Biegung nach den Seiten nur in geringem Grade möglich. Am Rücken stehen die Gelenkflächen mehr frontal, nach hinten convergent, und gestatten dadurch eine Längsdrehung, da ihre gemeinsame Axe etwa in die Wirbelkörper fällt, auch die Seitenbeugung ist nicht absolut verhindert, Vor- und Rückwärtsbeugung aber ohne Klaffen fast unmöglich. In der Halswirbelsäule nähern sich die Flächen der horizontalen Richtung und gestatten alle drei Bewegungsrichtungen. Durch die Vereinigung von Symphysen und Gelenken vereinigt die Wirbelsäule beide Eigenschaften: beschränkte Bewegungsrichtung und elastische Rückkehr zur Gleichgewichtslage.

3. *Das Hüftgelenk* (vgl. p. 222). a) Der Schwerpunct des hier zu unterstützenden Körperantheils, Rumpf + Kopf, liegt in einer

durch den Proc. xiphoideus sterni gelegten Horizontalebene (Weber), und zwar nahe der Wirbelsäule (vor dem 10. Brustwirbel, Horner); er schwankt begreiflich mit der Füllung des Digestionsapparates u. s. w. Das durch ihn gelegte Loth (die Schwerlinie) fällt hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenke. Der Rumpf müsste hiernach hinten überfallen, wäre er nicht vorn jederseits durch ein starkes, an die Spina ilium ant. inf. geheftetes Band, Lig. superius seu iliofemorale, am Oberschenkelknochen (Linea intertrochanterica ant.) befestigt (H. Meyer). Der Rumpf wird also auf den Schenkelköpfen etwa so gehalten, wie ein schräg geschultertes Gewehr, dessen Hintenüberfallen man durch Festhalten des Kolbens mit der Hand verhindert. Ganz ähnlich wie das Lig. iliofemorale wirkt der vordere Theil der gespannten Fascia lata (Lig. iliotibiale) und die Spannung der grossen Unterschenkelstrecker (M. extensor quadriceps), mit dem Unterschiede, dass der untere Ansatzpunct dieser Halter am Unterschenkel liegt. b) Seitliches Ueberfallen, d. h. eine Drehung des Rumpfes um einen Schenkelkopf nach der Seite, würde eine Adduction des Oberschenkels über die Mittellinie hinaus erfordern, welche jedoch bei gestrecktem Oberschenkel durch das Lig. teres verhindert wird (das Lig. teres hemmt bei gestrecktem Oberschenkel die Adduction, bei gebeugtem die Rotation), namentlich wenn es durch das Auswärtsrollen des Beines, wie es beim Stehen der Fall ist, gespannt wird; dies Auswärtsrollen besorgt der Glutaeus maximus; der Adduction wirkt ferner das gespannte äussere Blatt der Fascia lata entgegen. c) Eine Feststellung gegen Rotation des Rumpfes auf dem Schenkelkopf ist beim Stehen auf zwei Beinen unwesentlich; das Lig. iliofemorale muss bei seiner Anspannung in der Streckung den Oberschenkel nach innen zu rotiren suchen, resp. durch Rotation desselben nach aussen in seiner Spannung verstärkt werden; hierdurch wird der Kniemechanismus zu einem Unterstützungsmittel der Hüftbefestigung (s. unten).

4. *Das Kniegelenk.* a) Der gemeinsame Schwerpunct von Kopf + Rumpf + Oberschenkeln liegt zwar tiefer, aber nicht wesentlich weiter nach vorn, als der von Kopf und Rumpf allein. Auch für das Kniegelenk fällt also die Schwerlinie hinter den Unterstützungspunct, freilich so wenig, dass geringe Kräfte genügen, um das Hintenüberschlagen (Beugung) zu verhindern. Diese bestehen in der Spannung des Lig. iliotibiale (s. oben), in geringer Spannung und Contraction des Extensor quadriceps und endlich in dem Umstande, dass zur Beugung im Kniegelenk bei feststehendem Unterschenkel das Femur eine

geringe Rotation nach aussen machen müsste, gegen welche, wie eben erwähnt, das Lig. iliofemorale in der Streckung antagonistisch wirkt, so dass Knie und Hüfte sich gegenseitig befestigen (H. Meyer). b) Die Feststellung in frontaler Richtung ist schon durch die Charnierbewegung des Kniegelenks, nämlich durch die Ligg. lateralia unnöthig gemacht. c) Die Rotation auf den Unterschenkeln ist in der Streckung durch den p. 223 f. erwähnten Mechanismus verhindert.

Eine vollständige physiologische Betrachtung des Kniegelenks, des grössten und complicirtesten Gelenkes, würde hier zu weit führen. Die Ligamenta lateralia machen das Knie zu einem Charniergelenk; durch die Abspannung derselben in der Flexion (p. 223) wird jedoch ausserdem eine Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe möglich, wobei die im Inneren des Gelenkes liegenden Ligamenta cruciata als Haftbänder fungiren. Aber auch die Charnierbewegung selbst enthält ein nothwendiges rotatorisches Element (H. Meyer), indem durch die Ungleichheit der Sagittalschnitte des Condylus externus und internus femoris, deren letzterer nach vorn verlängert ist, die durch beide Schnitte gelegte ideale Gelenkfläche des Femur kegelförmig wird. Bei der Streckung muss daher, etwa wie bei einem zweirädrigen Karren mit ungleichen Rädern, zugleich eine Rotation stattfinden, und zwar rotirt bei festgehaltenem Femur die Tibia bei der Extension nach aussen, bei festgehaltener Tibia das Femur nach innen. Bei der Flexion auf dem Unterschenkel müsste also der Oberschenkel nach aussen rotiren, was in Widerspruch treten würde mit der nach innen rotirenden Componente des Lig. iliofemorale bei der Streckung.

5. *Das Sprunggelenk.* Der Schwerpunct des Gesammtkörpers (die Füsse werden hier vernachlässigt) liegt ungefähr im Promontorium ossis sacri, die Schwerlinie trifft hiernach beim Stehen etwas vor die Verbindungslinie der beiden Fussgelenkaxen. Es muss also hier das Vornüberschlagen des Körpers verhindert werden. Dies kann geschehen: a) dadurch, dass die Axen der beiden Sprunggelenke einen Winkel mit einander bilden, so dass eine gleichzeitige Rotation um beide ohne Stellungsveränderung (Entfernung) der Beine unmöglich ist; b) durch Einklemmung des hinteren, schmaleren Theils der Astragalusrolle in die von den beiden Malleolen gebildete Gabel, welche in der Streckung des Unterschenkels so eng ist, dass sie den vorderen, breiteren Theil der Rolle nicht aufnehmen kann (wie es doch beim Vornüberbeugen nöthig wäre); die Einklemmung zwischen den Malleolen geschieht durch die mit dem Schluss der Streckung des Unterschenkels verbundene Rotation der Tibia (s. oben), wodurch die Gabel so gedreht wird, dass sie die Rolle schräg umgreift; c) durch die Contraction und Spannung der Fussbeuger (im anatomischen Sinne), Gastrocnemius, Soleus, Tibialis post., Peronaei post. etc.

6. *Kleine Fussgelenke.* Die Tarsal- und die Metatarsalknochen bilden ein Gewölbe, auf dessen höchstem Punct (Caput astragali) die Last des Körpers ruht, und das sich mit drei Puncten auf den Boden stützt: mit dem Tuber calcanei (Ferse) und mit den Capitula metatarsi 1. und 5. (Ballen der grossen und kleinen Zehe). Die Wölbung, welche die Schwere des Körpers abzuplatten sucht, wird hauptsächlich durch die Spannung der Bänder an der Plantarseite des Fussskelets erhalten; nur bei krankhafter Erschlaffung derselben giebt die Wölbung nach (Plattfuss). — Die Zehen dienen beim Stehen nicht zur Unterstützung des Körpers, sind aber auch hier für die Balancirbewegungen, namentlich aber beim Gehen von Wichtigkeit. Auch das Stehen auf den Zehen ist nur ein Balanciren auf den Capitula metatarsi mit gestrecktem Fussgelenk (i. vulgären S.), wobei der Rumpf soweit vorgebeugt wird, dass seine Schwerlinie in die Unterstützungslinie fällt.

Die im Vorstehenden erwähnten Schwerpunctslagen werden dadurch ermittelt, dass man eine Leiche, resp. den fraglichen Theil derselben, auf ein um eine Axe oder auf einer Schneide drehbares, äquilibrirtes Brett legt, und so lange verschiebt bis Gleichgewicht eintritt; dies ist in verschiedenen Lagen der Leiche zur Drehaxe zu wiederholen; bei jedem Versuch liegt der Schwerpunct in der durch die Axe gehenden Verticalebene (Borelli, Gebr. Weber). Die Lage des Schwerpuncts nach vorn oder hinten bestimmt man genauer durch Versuche am Lebenden, den man steif stehend sich bis zum Falle neigen lässt (H. Meyer).

Beim Sitzen ruht der Rumpf auf den beiden Tubera ischii, wie auf den Kufen eines Wiegepferdes (H. Meyer); er kann deshalb nach vorn und nach hinten schaukeln. Man unterscheidet eine vordere und eine hintere Sitzlage, je nachdem die Schwerlinie des Rumpfes vor oder hinter die Verbindungslinie der Ruhepuncte der Tubera ischii fällt. — In der vorderen Sitzlage wird das Vornüberfallen des Rumpfes verhindert: a) durch Anstemmen desselben (Aufsetzen der Ellbogen auf den Tisch u. s. w.), b) durch Fixation gegen die unteren Extremitäten, welche durch Aufsetzen der Füsse auf den Boden, oder der Oberschenkel auf den vorderen Stuhlrand gestützt sind; die Fixation geschieht hauptsächlich durch die Oberschenkelstrecker. — In der hinteren Sitzlage muss sich der Rumpf gegen eine hintere Lehne stützen, entweder mit dem Rücken (Rückenlehne, hohe Stuhllehne), oder mit der concaven Lumbosacralgegend (Kreuzlehne, niedrige Stuhllehne). Auch ohne Lehne kann das Gleichgewicht erhalten werden, dadurch dass die Spitze des Kreuzbeines den dritten Unterstützungspunct bildet. Endlich kann durch weites Vorstrecken der Beine und Fixation des Rumpfes gegen diese durch (anstrengende) Muskelwirkung eine Stellung erreicht werden, bei welcher der Gesammtschwerpunct so weit nach vorn gerückt wird, dass die Füsse den dritten Unterstützungspunct abgeben. Sowie in dieser Stellung der Rumpf ein wenig rückwärts neigt, verlassen die Füsse den Boden.

IV. Das Gehen.

Das Vorwärtsgehen besteht darin, dass das Becken und mit ihm der Rumpf rhythmisch abwechselnd durch eins der beiden Beine (das active) gestützt und eine Strecke weit (eine Schrittlänge) vorwärts geschoben wird, während das andere (passive) Bein nur an ihm hängt. Im Beginne eines Schrittes ist das während desselben active Bein leicht gebeugt und senkrecht gestellt, und bildet eine Cathete eines rechtwinkeligen Dreiecks, dessen Hypotenuse von dem nach hinten vollkommen ausgestreckten und nur mit der Zehenspitze den Boden berührenden passiven Bein gebildet wird, und dessen andere Cathete die Verbindungslinie beider Füsse am Boden darstellt. Das active Bein geht nun, das Becken vorschiebend, aus seiner senkrechten Cathetenstellung in eine schräg nach vorn gerichtete Hypotenusenstellung über, wobei es sich, da das Becken in horizontaler Richtung vorgeschoben werden soll, entsprechend verlängern muss. Dies geschieht dadurch, dass sich das (im Anfang leicht gebeugte) Bein in allen seinen Gelenken vollkommen streckt; die Streckung im Fussgelenk (vulgär) bedingt eine Ablösung der Ferse vom Boden, wodurch der Stützpunct auf die Capitula metatarsi übergeht; auch diese aber werden zuletzt vom Boden erhoben, so dass das Bein nur noch mit der Spitze der grossen Zehe den Boden berührt; der Fuss wird also wie eine aufgehobene Kette vom Boden abgewickelt. Jetzt hat das active Bein gegen den Rumpf dieselbe Stellung, welche im Anfang das passive hatte. — Dieses letztere, welches soeben beim vorhergehenden Schritte als actives fungirt, also dieselbe Bewegung durchlaufen hatte, verlässt im Beginn des Schrittes den Boden und macht um seinen Aufhängepunct am Becken eine Pendelschwingung nach vorn (Gebr. Weber), durch welche sein Fuss um eben so weit vor den activen gebracht wird, als er im Beginn des Schrittes hinter demselben stand, d. h. eine Schrittlänge; er wird jetzt niedergesetzt und steht, da unterdess die Vorschiebung des Beckens durch das active Bein vollendet ist, senkrecht unter diesem, wie im Anfange des Schrittes der active Fuss. Während der Pendelschwingung hat sich das Bein wieder flectirt, wodurch zugleich das Streifen des Fussbodens verhindert wurde. Beide Beine stehen nun, jedoch mit vertauschten Rollen, genau wie im Anfang des Schrittes und es beginnt ein neuer Schritt; das ganze Dreieck ist um eine Schrittlänge vorgeschoben, der active Fuss ist stehen geblieben, der passive um zwei Schrittlängen vorgependelt.

Die **Geschwindigkeit**, mit welcher der Gehende fortschreitet, muss abhängen: 1. von der **Schrittlänge** s; ist l die Länge eines Beines bei völliger Streckung, f seine Verkürzung durch Flexion im Beginn der Abwicklung, so ist nothwendig

$$s = \sqrt{l^2-(l-f)^2} = \sqrt{f(2l-f)},$$

d. h. die Schrittlänge ist um so grösser, a) je länger das Bein (die Person), b) je grösser seine Verkürzung durch Flexion, d. h. je niedriger das Becken getragen wird; Fig. 27 stellt das Profil der Beine der gleichen Person bei kleinen und bei grossen Schritten dar. — 2. von der **Schrittdauer** t. Für ein einzelnes Bein setzt sich die ganze Periode, d. h. die Dauer **zweier** Schritte, zusammen aus der Zeit der Abwicklung a und der Zeit der Pendelschwingung b, es ist also $t = \frac{1}{2}(a + b)$;

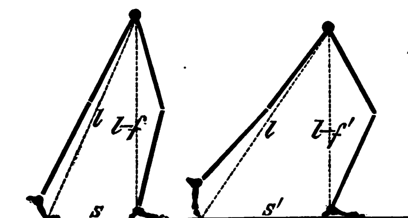


Fig. 27.

der Schritt erfordert also um so weniger Zeit, a) je rascher die Abwicklung geschieht, was von der Willkür abhängt, b) je kürzer die Pendelschwingungsdauer, d. h. je kürzer das Bein (die Person); kleine Personen machen also rasche, aber kurze Schritte. Bei gewöhnlichem **schnellen** Gange ist $a = b$, also $t = a = b$, die Schrittdauer also gleich der Schwingungsdauer; dies wird durch die Curven r und l (für rechtes und linkes Bein) in A, Fig. 28, dargestellt; die graden Linien stellen die Zeit der Abwicklung oder Bodenberührung, die Bogen die Zeit der Schwingung dar. Bei **langsamem** Gange (B, Fig. 28) ist dagegen $a > b$, in Folge dessen existirt bei jedem Schritte ein Zeitraum $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welchem beide Füsse den Boden berühren. Umgekehrt beim **Laufen** (Springen, Rennen) ist $a < b$ (siehe C, Fig. 28), d. h. die Abwicklung geschieht so rasch und schleudernd (wozu starke Flexion im Anfang nöthig ist), dass der Körper **geworfen** wird, und in dem Zeitraum $c = \frac{1}{2}(b-a)$ kein Fuss den Boden berührt. Man kann daher auch die Schrittdauer t als

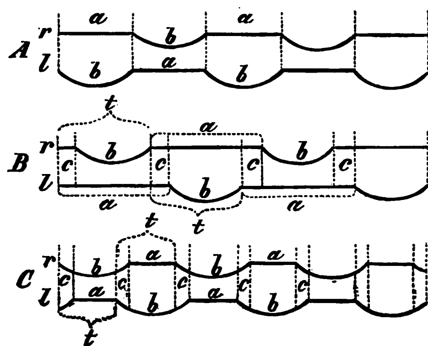


Fig. 28.

die Summe der Schwingungsdauer b und der Zeit $c = \frac{1}{2}(a-b)$, in welcher beide Füsse den Boden berühren, definiren; diese Zeit wird bei schnellem Gang 0, beim Lauf negativ. Der Werth $t = b + c$ ist derselbe wie oben, denn $b + \frac{1}{2}(a-b) = \frac{1}{2}(a+b)$. Die Ganggeschwindigkeit ergiebt sich also zu

$$v = \frac{s}{t} = \frac{\sqrt{f(2l-f)}}{\frac{1}{2}(a+b)}.$$

Die vorstehende Beschreibung des Ganges ist wesentlich schematisch, und wird in dieser Hinsicht durch die verschiedenen Einwände, welche namentlich gegen die Pendelschwingung erhoben worden sind, nicht umgestossen. Für die Theorie spricht namentlich, dass bei schnellem Gange die Schrittdauer wirklich der Dauer einer Pendelschwingung des Beins entspricht (Gebr. Weber). Als Nebenerscheinungen beobachtet man beim Gange ein leichtes Auf- und Niedergehen des Rumpfes (beim Gehen etwa 32, beim Laufen 21 mm., Gebr. Weber), welcher also nicht streng horizontal vorgeschoben wird; ferner eine leichte Schwankung desselben um die Längsaxe (aus der Vogelperspective erkennbar), indem die Beckenseite des activen Beins etwas vorangeht; Mitbewegungen der oberen Extremität u. dgl. m. Der Rumpf ist nach vorn geneigt, um so stärker je schneller der Gang. Als Beispiele der absoluten Zeit- und Raumwerthe mögen hier einige äusserste und mittlere aus den zahlreichen Messungen der Gebr. Weber herausgegriffen werden.

Gehen.			Laufen.		
Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit	Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit
0,335 sec.	0,851 m.	2,937 m.	0,247 sec.	1,753 m.	6,66 m.
0,630 „	0,658 „	1,044 „	0,326 „	0,934 „	2,862 „
1,050 „	0,398 „	0,379 „	0,301 „	0,315 „	1,047 „

Die Untersuchung der Gehbewegung geschieht ausser durch einfache Beobachtung, und durch Fussstapfen im Sande und Zeichnen von Spurlinien an einer Wand, neuerdings durch die mannigfachsten graphischen Apparate, welche das Aufsetzen der Sohle (mittels einer in ihr angebrachten Luftkapsel) und andere Acte registriren (Marey u. A.), sowie durch Wegmesser. Auf den Gang der Vierfüsser und andere Locomotionen (Fliegen, Schwimmen) kann hier nicht eingegangen werden.

Ueber die centrale Innervation der Gehbewegungen s. unter Centralorgane.

Neuntes Capitel.

Die Stimme und Sprache.

Der durch den Kehlkopf und die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle streichende Exspirationsluftstrom, ausnahmsweise auch der Inspirationsstrom, wird benutzt, um Theile dieser Organe in Schwingungen zu

versetzen und dadurch Klänge und Geräusche hervorzubringen; erstere bezeichnet man als Stimme, beide, sobald sie als Zeichen zum Zwecke der Verständigung benutzt werden, als Sprache.

I. Die Stimme.

1. Physicalische Vorbemerkungen.

Klänge und Töne im Allgemeinen. Als Klang bezeichnet man (Helmholtz) jede Gehörempfindung, welche durch regelmässige periodische Schwingungen hervorgebracht wird. Sind die Luftschwingungen einfach pendelartig, so wird der Klang zum Ton. Jede complicirte regelmässige Schwingung lässt sich aber nach einem bekannten mathematischen Lehrsatz in eine Summe einfach pendelartiger Schwingungen zerlegen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 3 u. s. w. verhalten (Fourier). Diese Zerlegung kann aber nicht bloss mathematisch, sondern auf gleich zu beschreibende Weise auch gewissermassen mechanisch geschehen. Es lässt sich also jeder Klang auffassen als eine Summe von Tönen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 3 u. s. w. verhalten (Partialtöne des Klanges). Den tiefsten dieser Töne nennt man den Grundton des Klanges, die folgenden dessen harmonische Obertöne. Hat der Grundton die Schwingungszahl n, so sind die Schwingungszahlen der harmonischen Obertöne: 2n (Octave des Grundtons), 3n (Duodecime), 4n (2. Octave), 5n (grosse Terz davon) u. s. w. Die Anzahl der Partialtöne, die relative Stärke der einzelnen, ist bei verschiedenen Klängen, z. B. bei denen verschiedener Instrumente, äusserst verschieden; oft fehlen einzelne Partialtöne aus der Reihe ganz. Man benennt den Klang meist nach seinem stärksten Partialton (Hauptton, die andern: Nebentöne). Tritt ein Ton, z. B. a, in verschiedenen Klängen als Hauptton auf, so bezeichnet man dies im gewöhnlichen Leben dadurch, dass man die Note a mit verschiedener Klangfarbe (Timbre) gehört habe. Die Schwingungscurve eines Klanges, welche man mittels eines Phonautographen, gegen welchen der Klang tönt, gewinnen kann, weicht von der seines Grundtones in ihrer Gestalt mannigfach ab, lässt aber dessen Periode stets erkennen; man sagte daher früher, zwei gleich hohe und starke „Töne verschiedenen Timbres" differiren in dem Verlauf ihrer (gleich-langen und hohen) Wellen.

Die Zerlegung eines Klanges in seine Partialtöne geschieht am einfachsten durch Mittönen (Helmholtz). Durch einen einfachen Ton werden fast ausschliesslich die Körper in Mitschwingung versetzt, welche dieselbe Schwingungszahl haben; durch einen Klang aber alle diejenigen, deren eigene Schwingungszahl mit der eines seiner Partialtöne übereinstimmt, und zwar genau in dem Intensitätsverhältniss, welches den einzelnen Partialtönen bei der Zerlegung des Klanges nach der Fourier'schen Reihe zukommt. Hat man also eine Reihe von leicht mittönenden Körpern (Resonatoren), deren Eigentöne den einzelnen harmonischen Obertönen eines Tones a entsprechen, so werden, beim Ertönen eines Klanges vom Grundton a, die einzelnen Resonatoren mit verschiedenen Intensitäten, einzelne gar nicht, mittönen. Als Resonatoren benutzt man meist mit zwei Oeffnungen versehene Glas- oder Blechkugeln, oder Trichter, deren eine Oeffnung in den Gehörgang passt. So wie in einem Klange der Eigenton des Resonators als Partialton vorkommt, so wird dieser laut gehört, während alle übrigen Töne unhörbar bleiben (das andere

Ohr wird verstopft). Wird der Resonator mit einer Gasleitung so verbunden, dass er nur durch eine feine Membran von ihr getrennt ist, so kann man seine Schwingungen durch die Flamme objectiv darstellen, indem man dieselbe mit einem rotirenden Spiegel betrachtet (König). Durch Rechnung kann man aus der phonautographischen Klangcurve das Intensitätsverhältniss der Partialtöne ermitteln, wenn eine genügende Anzahl von Ordinaten der Curve gemessen sind.

Ebenso wie man auf diese Weise die Klänge analysiren kann, kann man sie auch umgekehrt aus einfachen Tönen zusammensetzen. Methoden, völlig einfache Töne darzustellen und zu combiniren, s. unter Sprache.

Auch der Schall des Kehlkopfes und der ihm analogen Zungenpfeifen sind Klänge, in denen der Grundton bedeutend überwiegt, aber die harmonischen Obertöne meist bis zum 6. oder 8. durch die Analyse nachweisbar sind.

Klänge der Zungen und Zungenpfeifen. Unter Zungen im acustischen Sinne versteht man elastische Platten, welche in einer Oeffnung so angebracht sind, dass ein durch die Spalten an den Rändern der Platte geblasener Luftstrom sie in Schwingungen versetzt, etwa wie ein Fiedelbogen die Saite; da die Schwingungen zugleich dem Luftstrom eine periodische Verstärkung und Schwächung ertheilen, indem sie die Spalten weiter und enger machen, so ist der Klang weit stärker, als wenn die Zunge allein auf irgend eine Weise in Schwingungen versetzt wird. Starre, metallene oder hölzerne Zungen besitzen die Kindertrompete, die Maultrommel, das Harmonium, die Zungenpfeifen der Orgel, die Clarinette, Oboe, das Fagott; membranöse Zungen der Kehlkopf in den Stimmbändern, und die Blechinstrumente (Trompete, Horn etc.) in den Lippen des Blasenden. Künstlich kann man eine membranöse Zunge sich herstellen, indem man über das Ende eines Holz- oder Papprohrs zwei Kautschukblätter so spannt, dass ihre Ebenen dachförmig zusammenlaufen, und an der Berührungsstelle eine Spalte bleibt.

Bei starren Zungen ist die Schwingungszahl

$$n = k \cdot \frac{r}{l^2} \sqrt{\frac{g}{e.s}},$$

worin k eine Constante, r die Dicke, l die Länge, s das spec. Gewicht der Platte, e ihr Elasticitätscoëfficient und g die Beschleunigung des Falls. Bei membranösen Zungen befolgt dagegen annähernd die Schwingungszahl das gleiche Gesetz wie bei Saiten, nämlich

$$n = \frac{1}{l.r} \cdot \sqrt{\frac{gP}{\pi.s}},$$

worin, bei sonst gleicher Bedeutung der Buchstaben, P die Spannung, in Gewicht ausgedrückt, bezeichnet; sie ist also hier der Länge umgekehrt, der Wurzel der Spannung direct proportional. Bei membranösen Zungen hängt die Spannung P auch von der Stärke des Anblasens ab, welche demnach den Ton erhöht. Die Schwingungszahlen n sind aber nur die des tiefsten Partialtons; durch Schwingen in Knoten kommen noch höhere hinzu, deren Schwingungszahlen Vielfache von n sind.

Zungenpfeifen nennen die Meisten die Verbindung einer Zunge mit einem Rohr (manche nennen jede in einem Rahmen schwingende Zunge eine Zungen-

pfeife); den Rohrabschnitt vor der Zunge nennt man Windrohr, den anderen Ansatzrohr. Das Ansatzrohr giebt für sich einen Ton, dessen Schwingungszahl annähernd

$$n = \frac{c}{l}, \text{ resp. } n = \frac{c}{2l},$$

je nachdem die Pfeife offen oder gedeckt ist; hierin ist l die Rohrlänge und c die Schallgeschwindigkeit in der Luft. Die Ansatzröhren können den Zungenton durch Interferenz vertiefen, und zwar nach folgendem Gesetz (W. Weber, Willis): Das Rohr lässt den Ton unverändert, wenn es die Länge l hat, bei welcher sein Eigenton dem Zungenton gleich ist, oder wenn es 2l, 3l, 4l etc. lang ist. Ehe es aber die Länge l, 2l, 3l... erreicht, findet jedesmal eine Vertiefung statt, welche unmittelbar vor l bis auf $^1/_2$n, vor 2l nur bis $^3/_4$n, vor 3l bis $^5/_6$n etc. geht; bei den Längen l, 2l etc. springt der Ton jedesmal auf die ursprüngliche Höhe zurück. Beim Kehlkopf existirt übrigens kein höhenändernder Einfluss des Ansatzrohrs, weil dasselbe zu weich und unregelmässig ist. Dagegen wirkt es auf die Klangfarbe ein.

2. Die stimmbildenden Vorrichtungen.

Die wahren Stimmbänder sind, wie ein Frontalschnitt durch den Kehlkopf lehrt (Fig. 29), zwei prismatische, sagittal gestellte Massen a a, welche zwischen ihren inneren scharfen Kanten eine Spalte, die Stimmritze, frei lassen; die innere Kante ist rein ligamentös und der eigentlich schwingende Theil. Die Stimmbänder sind vorn dicht neben einander an der hinteren Fläche des Schildknorpels befestigt; dieser Insertionspunct kann, vermöge der Drehbarkeit des Schildknorpels um eine frontale, durch seine Gelenke am Ringknorpel gehende Axe, einen Bogen beschreiben, welcher von hinten (und oben) nach vorn und etwas nach unten geht; die Stimmbänder werden dadurch gespannt und entspannt. Die hinteren Insertionspuncte beider Stimmbänder sind getrennt, jeder am Proc. vocalis eines Giessbeckenknorpels; sie können der Hauptsache nach eine Bewegung von innen nach aussen ausführen, durch Drehung der Giessbeckenknorpel um ihre verticale Axe, hierdurch kann die Stimmritze bis zum Schluss verengt, und umgekehrt weit geöffnet werden, und zwar, da die vorderen Insertionspuncte stets vereinigt bleiben, in Gestalt eines nach hinten offenen Winkels.

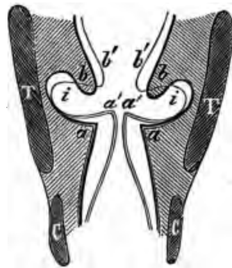


Fig. 29.
T Durchschnitt des Schildknorpels, C desgl. des Ringknorpels, a wahres, b falsches Stimmband in Ruhestellung, a' b' dieselben in Intonationsstellung, i Morgagni'sche Tasche.

Die erstgenannte Bewegung wird bewirkt: in der Richtung nach vorn (Spannung der Stimmbänder) durch den paarigen Musc. crico-

thyreoideus, in der Richtung nach hinten (Abspannung) durch Fasern des im Stimmbandprisma selbst liegenden Musc. thyreo-arytaenoideus s. vocalis. Die zweite Bewegung wird bewirkt: in der Richtung nach aussen (Erweiterung der Stimmritze) durch den Musc. crico-arytaenoideus posticus, in der Richtung nach innen (Verengerung und Schluss der Stimmritze) durch den Musc. crico-arytaenoideus lateralis, und die schräg nach hinten und aussen ziehenden Fasern des schon genannten Musc. vocalis.

Von den genannten inneren Kehlkopfmuskeln ist der M. thyreo-arytaenoideus s. vocalis der complicirteste; er füllt das prismatische Stimmband fast ganz mit Muskelfasern verschiedenster Richtung aus; er hat ausser der schon angeführten entspannenden und stimmritzenschliessenden Wirkung auch noch eine abplattende Wirkung auf das Prisma, durch welche die innere scharfe Kante nach innen gedrängt wird, und ändert endlich durch seine Contraction die Consistenz des Stimmbandes, was ohne Zweifel für dessen Schwingungszahl von Bedeutung ist. Ein Theil der Fasern strahlt in das falsche Stimmband ein (Taschenbandmuskel, Rüdinger). — Der M. crico-thyreoideus spannt die Stimmbänder ausser durch die Drehung des Schildknorpels auch durch seitliche Compression desselben, da seine schräg nach oben und aussen gehenden Fasern eine einwärts ziehende Componente haben; die seitliche Compression drängt die mediane, beim Manne scharf vorspringende Kante des Schildknorpels und somit die Stimmbandinsertion nach vorn. — Die Mm. arytaenoidei proprii (transversus und obliqui) drängen die inneren Flächen und hinteren Kanten der Giessbeckenknorpel an einander und schliessen dadurch die zwischen beiden liegende Fortsetzung der Stimmritze, die sog. Athemritze, was für die Anblasung unentbehrlich ist. — Die Muskeln der Epiglottis und die äusseren Kehlkopfmuskeln können hier übergangen werden.

In der Leiche und bei Lähmung sämmtlicher Kehlkopfmuskeln findet man die Stimmritze weit geöffnet, ohne Zweifel durch die Spannung der ligamentösen Theile. Im Leben lässt sich die Stimmritze mittels des Kehlkopfspiegels oder Laryngoscops beobachten. Beim ruhigen Athmen ist sie weniger weit als in der Leiche, erweitert sich aber bei jeder Inspiration (p. 88), und bei tiefer Inspiration ad maximum. Bei jeder Stimmgebung nähern sich die Stimmbänder bis fast zum Verschluss, und schliessen sich völlig luftdicht bei der Bauchpresse, beim Husten u. s. w. Wichtig ist, dass das Offenhalten der Stimmritze fast keine Muskelarbeit erfordert, wie der Zustand in der Leiche zeigt.

Der Kehlkopfspiegel von Garcia besteht in einem gestielten Spiegelchen, welches (erwärmt, um das Beschlagen zu verhindern) an das Gaumensegel angedrückt wird, und mit den Axen des Kehlkopfs und der Mundhöhle Winkel von 45° bildet. Beleuchtet wird der Spiegel durch directes Sonnenlicht oder reflectirtes Lampenlicht; der Beobachter blickt im letzteren Falle durch eine Oeffnung des

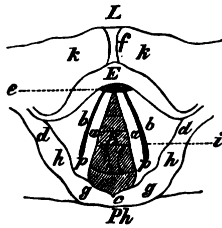


Fig. 30.

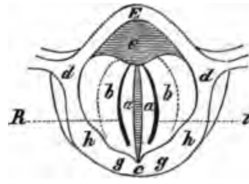


Fig. 31.

L Zungengrund, Ph hintere Pharynxwand, E Rand der Epiglottis, e hintere Fläche derselben, k Sinus glosso-epiglotticus, f Frenulum epiglottidis, R Rima glottidis, a wahres, b falsches Stimmband, i Eingang in die Morgagni'sche Tasche, cd Lig. ary-epiglotticum, p Processus vocalis, g Wulst des Santorinischen, h desgl. des Wrisberg'schen Knorpels.

Reflectors. Fig. 30 und 31 stellen schematisch das laryngoscopische Bild dar, Fig. 30 bei ruhiger Einathmung und weiter Stimmritze (in der Tiefe derselben erscheinen die Knorpelringe und die Theilungsstelle der Luftröhre), Fig. 31 für Intonationsstellung. Bei tiefster Einathmung ist die Stimmritze noch weiter als in Fig. 30, und in der Mitte winklig nach aussen gezogen, so dass sie einen Rhombus bildet.

Die falschen oder oberen Stimmbänder sind anscheinend nur Befeuchtungsapparate für die wahren, können aber ebenfalls einander stark genähert werden und den Kehlkopfverschluss vervollständigen, ja selbstständig bewirken; ihr Mechanismus ist noch nicht völlig klar gestellt. Die zwischen oberen und unteren Stimmbändern liegenden, aussen nach oben umbiegenden Höhlungen, die Morgagni'schen Taschen (vgl. Fig. 29), werden meist als Resonanzräume betrachtet.

3. Die Stimmbildung.

Die Anblasung der zu einer Spalte verengten Stimmritze (vgl. Fig. 29, a'a' und Fig. 31, R), welche auch am ausgeschnittenen Kehlkopf Stimmtöne hervorbringt, geschieht durch den Exspirationsmechanismus. Der hierzu nöthige Druck ist an ausgeschnittenen Kehlköpfen je nach der Intensität der Töne zu 13—135 mm. Wasser bestimmt worden (J. Müller). Bei Menschen mit Luftröhrenfistel, an welche ein Manometer angesetzt wurde, betrug er 140—200 mm. Wasser (Cagniard-Latour, Grützner), stieg aber bei lautem Rufen bis fast 1 m. Bei höheren Tönen ist er cet. par. stärker als bei tieferen. Wird ein Ton von piano auf forte getrieben, so muss zur Compensation der durch das stärkere Anblasen bewirkten Erhöhung (p. 237) eine vertiefende Wirkung der Kehlkopfmuskeln eintreten; die höchsten Töne können, wenigstens mit der Bruststimme, nur forte angegeben werden. Als hauptsächlichste, durch Länge und Spannung der Stimmbänder abstimmende Muskeln müssen der Crico-thyreoideus und der Thyreo-arytaenoideus (Vocalis) betrachtet werden. Die Epiglottis pflegt sich bei tiefen Tönen zu senken und bei hohen zu heben; jedoch hat sie wahrscheinlich keine die Höhe bedingende Bedeutung, sondern ihre Stellung ist nur von Einfluss auf die Klangfarbe (Walton); dasselbe gilt von den Stellungen der oberen Stimmbänder.

Beim Singen hebt sich der Kehlkopf um so mehr, je höher die Töne sind; diese durch die äusseren Kehlkopfmuskeln bewirkte Einstellung ist wahrscheinlich ebenfalls ein lediglich im Interesse günstigster Resonanz erfolgender Vorgang.

4. Der Klang und die Register der Stimme.

Schon oben ist bemerkt, dass das Ansatzrohr des Kehlkopfes, bestehend aus Vestibulum laryngis, Cavum pharyngonasale, Mund- und Nasenhöhle mit ihren Anhängen, auf die Höhe des Stimmtons keinen Einfluss hat (J. Müller). Dagegen modificirt es durch die Zusammensetzung seiner Eigentöne mit dem Stimmklang, oder, was auf das Gleiche hinauskommt, durch die resonatorische Verstärkung einzelner Partialtöne des letzteren, die Klangfarbe der Stimme beträchtlich; am stärksten ist dies bei der Sprache der Fall (s. unten); aber auch beim Singen klingt nicht allein die gleiche Note bei verschiedenen Sängern sehr verschieden, sondern auch dieselbe Person kann ihren Stimmklang durch willkürliche Veränderungen im Ansatzrohr sehr variiren, und das Singenlernen besteht grossentheils in dem Erlernen der zweckmässigsten Stellungen. So nimmt bei absichtlich hoch gestelltem Kehlkopf und dadurch verkürztem Ansatzrohr (z. B. beim Bauchreden) die Stimme einen gedrückten Character an, und bei Senkung des Gaumensegels, so dass die Nase stark resonirt, den sogenannten näselnden; gewöhnlich wird bei der Phonation das Gaumensegel gehoben, aber der Zugang zur Nase nicht völlig abgeschlossen, wie man mit einem Flämmchen vor den Nasenlöchern nachweisen kann.

Beim Singen unterscheidet man verschiedene Stimmarten, welche sich durch Productionsweise und Klang, hauptsächlich aber durch die Höhenlage unterscheiden, und welche man in Analogie mit den Orgelregistern als die Register der Stimme bezeichnet. Die beiden hauptsächlichsten sind die Brust- und die Fistelstimme.

Die Bruststimme ist die normale Stimmart, welche zugleich am wenigsten anstrengt und die längste Tondauer gestattet, weil durch die wenig geöffnete Stimmritze (Fig. 31) die Luft langsam entweicht. Sie kommt scheinbar aus der Brust, weil deren Luftinhalt stark resonirt; dies ist u. A. durch den Fremitus pectoralis, ein fühlbares Schwirren der Brustwand, erkennbar.

Die Fistelstimme ist eine mit grösserer Anstrengung verbundene Stimmart, welche eine durchweg höhere Tonlage hat und zur Erzwingung der höchsten Töne benutzt wird. Sie hat ihren scheinbaren Ort

im Kopfe, und heisst daher auch **Kopfstimme**, weil die Resonanz im Ansatzrohr am stärksten ist; ihr Klang ist weicher und ärmer an Obertönen. Der Kehlkopf ist stark gehoben und nach hinten gezogen, die Stimmritze weniger geschlossen, die falschen Stimmbänder stark gespannt und den wahren genähert, nach Einigen sogar aufliegend. Man nimmt an, dass die wahren Stimmbänder nur mit ihrem innersten Rande (Lehfeldt) oder mit Bildung einer dem Rande parallelen Knotenlinie (Oertel) schwingen, sei es in Folge besonderer Contractionsart des M. vocalis, sei es durch das Aufliegen des oberen Stimmbandes längs der Knotenlinie. Die Kleinheit des schwingenden Theiles erklärt die Höhe der Töne; die Weite der Stimmritze ferner die Anstrengung, die schnellere Erschöpfung des Luftvorrathes und die stärkere Resonanz des Kopfes.

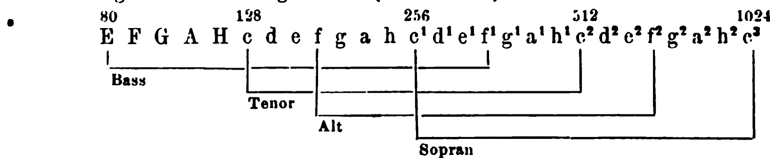
Auch in der Tiefe giebt es besondere Register, welche als Strohbass und Kehlbass bezeichnet werden, auf deren Entstehung aber hier nicht eingegangen werden kann.

Die Schwingungsform bei der Fistelstimme lässt sich am besten durch phasisch intermittirende Beleuchtung (Mach) im Kehlkopfspiegel beobachten (Oertel).

5. Der Umfang, die Lage und Genauigkeit der Stimme.

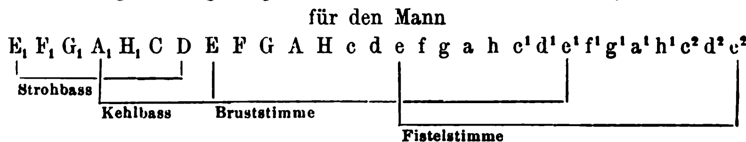
Der Umfang gewöhnlicher Singstimmen beträgt für die Brusttöne etwa 2 Octaven. Ihre Lage hängt hauptsächlich von den Dimensionen des Kehlkopfes ab, und ist daher beim Manne, dessen kielförmig vorstehender Schildknorpel lange Stimmbänder bedingt, am tiefsten; sie erreicht aber diese Tiefe erst durch das plötzliche Wachsthum des Kehlkopfs bei der Pubertät (Stimmwechsel, Mutation). Castraten und Hypospaden behalten zeitlebens eine hohe Stimme. Bei beiden Geschlechtern giebt es tiefere und höhere Stimmlagen (Bass, Tenor; Alt, Sopran).

Die gewöhnlichen Lagen sind (J. Müller):

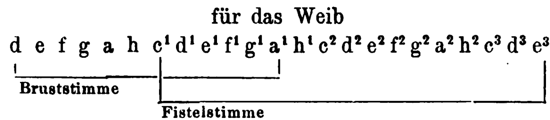


In ungewöhnlichen Fällen geht der Bass bis F_1 (42 Schw.) und der Sopran bis a^3 (1708 Schw.). Im mittleren Lebensalter ist der Stimmumfang am grössten. — Den Einfluss der Register zeigt folgende Uebersicht (nach Rossbach):

für den Mann



für das Weib



Im Einsetzen des richtigen Tones sind die Kehlkopfmuskeln der Sänger ungemein geübt, wenn man die Schwierigkeiten der Compensation (p. 240) bedenkt. Beim Nachsingen eines angegebenen Tones beträgt der mittlere Fehler nur $\pm$ 0,357 pCt. der Schwingungszahl, doch weicht der Ton durch zeitweises Detoniren bis $\pm$ 1,54 pCt. ab; dies wurde ermittelt, indem man den originalen und den gesungenen Ton phonautographisch aufschrieb und die Differenz der Vibrationen zählte (Hensen & Klünder); auch kann man gegen eine manometrische Flamme singen (p. 237), welche sich in einem an einer horizontal schwingenden Stimmgabel befestigten Spiegelchen reflectirt; der Ton der Stimmgabel wird nachgesungen; die durch die Zusammensetzung der horizontalen Spiegel- und der verticalen Flammenoscillation entstehenden Figuren lassen die Abweichung erkennen (Hensen).

Die motorische Innervation des Kehlkopfs geschieht durch den R. laryngeus inferior (recurrens) n. vagi; den Crico-thyreoideus versorgt der R. laryngeus superior. Einseitige Recurrenslähmungen (z. B. durch Aneurysmen des Aortenbogens) lähmen ein Stimmband und machen dadurch Aphonie.

Anhang. Die Thierstimmen. Bei den Säugethieren verhält sich das Stimmorgan wie beim Menschen, die Stimme ist aber viel einförmiger. Bei den Vögeln ist der eigentliche (obere) Kehlkopf an der Stimmgebung nicht betheiligt; der untere, meist an der Theilungsstelle der Luftröhre liegende Kehlkopf besitzt mediane und laterale Membranen, welche sich durch musculäre Anziehung der Bronchi gegen die Trachea nach innen einfalten und zwischen sich eine Spalte bilden, welche angeblasen wird. Unter den Amphibien besitzen die nackten, z. B. die Frösche, in ihrer Stimmlade wahre Stimmbänder, deren Ton bei den männlichen Esculenten durch ausstülpbare Schallblasen verstärkt wird. Bei den übrigen Thieren giebt es zwar mannigfache stimmartige Geräusche, deren sehr verschiedenartige Entstehungsart (z. B. durch Reiben gezahnter Schrillleisten bei den Heuschrecken, durch Anreissen einer Trommelmembran bei der Cicade) indess mit der menschlichen Stimme keine Analogie haben.

II. Die Sprache.

Die dem Menschen durchaus eigenthümliche Sprache setzt sich aus Klängen und Geräuschen zusammen, an welchen sich meist, aber nicht nothwendig, die Kehlkopfstimme betheiligt, welche aber hauptsächlich im Ansatzrohr des Stimmapparates entstehen. Das Sprechen ohne Stimme heisst Flüstern.

1. Die Vocale.

Die Vocale entstehen durch Anblasen der Mundhöhle mit oder ohne Stimme; die Mundhöhle nimmt für jeden Vocal eine besondere

Gestalt an, welche beim lauten Aussprechen und beim Flüstern die gleiche ist. Die Veränderungen bestehen: 1. in der Grösse und Gestalt der Mundöffnung; dieselbe ist am grössten bei A, wird kleiner bei O, am kleinsten bei U; auch bei E und I wird sie kleiner als bei A, mehr als die Lippen nähern sich aber hier die Zahnreihen. 2. In der Lage und Gestalt der Zunge; bei A ist dieselbe auf den Boden der Mundhöhle niedergelegt, bei O und noch mehr bei U mit ihrem hinteren Theil dem weichen Gaumen genähert, vorn niedergedrückt, bei E und namentlich bei I im Gegentheil vorn dem harten Gaumen genähert und hinten niedergedrückt. 3. in der Stellung des Kehlkopfs; derselbe rückt etwas nach oben, am wenigsten bei U, am stärksten bei I; die Reihenfolge der Hebungen ist U, O, A, E, I. 4. in der Stellung des Gaumensegels; dasselbe wird gehoben, am wenigsten bei A, am vollständigsten bei I; Reihefolge A, E, O, U, I. Unterbleibt die Hebung, so entstehen die nasalirten Vocale (vgl. auch p. 241).

Die Gestalten, welche der Resonanzraum des Mundes in Folge dieser Veränderungen annimmt, sind annähernd folgende: bei A ein nach vorn weit geöffneter Trichter, bei O und U eine bauchige Flasche, deren Hals nach hinten liegt, bei E und I eine ebensolche, jedoch mit nach vorn liegendem Halse.

Den sog. Zwischenvocalen oder Umlauten (Oa, Ä, Ö, Ü) entsprechen Stellungen, welche zwischen denen der angrenzenden Vocale liegen.

Das Wesen der Vocale lässt sich am leichtesten an den geflüsterten Vocalen feststellen. Hier sind sie nämlich Geräusche, welche eine bestimmte vorherrschende Tonhöhe erkennen lassen, am besten, wenn man mehrere Vocale hinter einander flüstert (Donders); einige Vocale haben zwei solche Töne. Jedoch sind die Angaben über die Tonhöhen sehr verschieden, mit Ausnahme der Thatsache, dass sie bei U sehr tief, bei E und besonders bei I sehr hoch sind. Offenbar entstehen diese Geräusche durch das Anblasen des Mundhöhlenraumes, und ähnliche Geräusche erhält man auch durch Anblasen künstlicher Behälter von flaschenförmigem und ähnlichem Lumen.

Viel schwieriger ist das Wesen der lauten Vocale festzustellen. Auf den verschiedensten Wegen lässt sich jedoch zeigen, dass sie Klänge sind, welche sich durch das Intensitätsverhältniss ihrer Partialtöne unterscheiden. Darüber jedoch gehen die Meinungen auseinander, ob dies Intensitätsverhältniss für jeden Vocal ein constantes,

von der Höhe auf welche er gesungen wird unabhängiges ist, d. h. ob der Unterschied lediglich auf dem relativen Moment beruht, wie bei den Klangfarben der Instrumente (v. Qvanten, Schneebeli u. A.), oder ob ein characteristischer Ton von absoluter Höhe, nämlich der Mundhöhlenton (s. oben), dem Stimmklang unabhängig von dessen Höhe sich beimischend, den Vocal characterisirt (Helmholtz). Eine neuere Arbeit (Helmholtz & Auerbach) lässt sowohl ein relatives als ein absolutes Moment zur Vocalbildung beitragen.

Die hauptsächlichsten Versuche dieses Gebietes sind folgende.

1. Analyse des Vocalklanges mit Resonatoren (p. 236). Früher wurde angegeben (Helmholtz), dass ausschliesslich absolute Partialtöne den Vocalklang bedingen, und zwar schienen dieselben identisch mit den schon oben erwähnten Eigentönen der Mundhöhle. Um letztere genauer festzustellen, wurden angestrichene Stimmgabeln vor den Mund gehalten, während die Mundhöhle in eine Vocalstellung gebracht wurde; für jeden Vocal giebt es eine oder mehrere Gabeln, deren Ton hierbei resonatorisch verstärkt wird, also dem Eigenton der Mundhöhle entspricht (Helmholtz). Auch hört man die Mundtöne, wenn man für den Vocal einstellt und nun die Wange mit dem Finger percutirt oder anschnippt (Auerbach). Als Mundtöne werden angegeben:

für den Vocal	U	O	A	Ä	E	I	Ö	Ü
von Helmholtz (Stimmgabelmethode)	f	b^1	b^2	d^2, g^3	f^1, b^3	f, d^4	f^1, cis^3	f, g^3
„ König (desgl.)	b	b^1	b^2		b^3	b^4		
„ Auerbach (Percussionsmethode)	f^1	a^1	f^2—b^2	c^2—d^2	g^1—a^1	f^1	gis^1—a^1	e^1—f^1.

Wo zwei Töne vorhanden sind, lässt sich dies durch Bauch und Hals des flaschenförmigen Raumes (s. oben) erklären. Resonatorische Analysen der auf verschiedene Noten gesungenen Vocale (Auerbach) ergaben ein scheinbar regelloses Verhältniss der Partialton-Intensitäten, welches sich aber unter das Gesetz ordnete, dass sowohl ein relatives Moment, ausgedrückt durch das Intensitätsverhältniss nach den Ordnungszahlen der Partialtöne, als ein absolutes, ausgedrückt durch das Intensitätsverhältniss nach ihrer absoluten Höhe, mitwirken, so dass man durch Multiplication der beiden Verhältnisszahlen für jede Notenhöhe des Vocals das wirkliche Verhältniss der Partialtöne ausrechnen kann, welches demnach jedesmal ein anderes ist. Die folgende Tabelle stellt diese Verhältnisszahlen zusammen; in der Reihe der Relativmomente, welche links stehen, ist der 1. Partialton durchweg = 27 gesetzt; in der Reihe der Absolutmomente (rechts stehend) ist der Ton c durchweg = 1 gesetzt. Man sieht, dass erstere fast ausnahmslos mit steigender Ordnungszahl abnehmen, letztere dagegen bei einer oder (Ü, Ö, Ä) zwei mittleren Höhen das Maximum haben (die Maxima sind stark gedruckt). Die wirklichen Intensitätsverhältnisse erhält man durch Multiplication der links und rechts stehenden Zahlen; die Tabelle giebt sie unmittelbar für die auf die Note c gesungenen Vocale; sollten die Vocale auf die Note g^1 gesungen werden, so müssten alle rechts stehenden Zahlen um so viel Felder nach vorn verschoben werden, dass g^1 in die erste Columne kommt, und dann die Multiplication ausgeführt werden.

Ordnungszahl des Partialtons: . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Absolute Höhe des Partialtons: . . .	c	g	c^1	g^1	c^2	g^2	c^3	g^3	c^4	g^4	c^5	g^5	c^6	g^6
U	**27**	19	10	9	4	3	2	1						
	1	1,2	2,2	**3,2**	**3,3**	1,6	1,1	1,0						
O	**27**	19	14	10	6	5	2	1						
	1	2,1	2,8	7,0	**7,5**	5,5	2,0	1,1	1,1					
A	**27**	18	17	17	15	7	5	3	2	1				
	1	1,6	2,3	4	6	**12**	10	8	6	4	2	1		
E	**27**	19	18	12	8	6	5	5	4	3	2	1		
	1	1,3	2,3	3,9	4,3	**5,5**	2,5	2,0	1,5	1,4	1,3	1,2	1,1	1,0
I	**27**	21	15	11	9	7	6	5	5	4	4	3	2	1
	1	1,2	1,4	2,2	4,0	4,4	**5,2**	4,0	3,0	2,5	2,0	1,7	1,4	1,2
Ü	**27**	14	10	**11**	8	4	2	1						
	1	1,9	1,5	**2,0**	1,8	**2,5**	1,6	1,0						
Ö	**27**	21	22	15	10	6	3	2	1					
	1	**2,0**	1,7	3,7	3,9	4,0	**4,5**	1,8	1,0					
Ä	**27**	19	15	10	**16**	9	6	4	2	1				
	1	1,3	1,5	3	4	**6**	3,5	1,2	1,0	1,0				

2. Analyse der phonautographischen Curven (Donders). Die Curven der Vocale beim Singen derselben auf gleiche Note sind sehr verschieden, eine ganz genaue Analyse durch Ordinatenmessungen (p. 237) jedoch nicht erreichbar. Nach den Resultaten solcher Analysen wird behauptet, dass das Intensitätsverhältniss der Partialtöne von der Notenhöhe unabhängig sei (Schneebeli). An die phonautographischen Messungen reiht sich die Analyse der Schwingungen einer manometrischen Flamme (p. 237), gegen deren Membran die Vocale gesungen werden, mittels des rotirenden Spiegels (König); die erhaltenen Bildreihen sind zwar characteristisch, lassen aber keine genaue Zergliederung zu. Endlich der Phonograph von Edison, ein Phonautograph, der seinen Schwingungen entsprechende intermittirende Eingrabungen in eine Zinnfolie macht, gestattet durch Verfolgen der Eingrabungen mit einem Stift zu beliebiger Zeit die Schwingungen von Neuem einer Membran mitzutheilen, wobei man die fixirten Vocale wieder hört. Ist nun lediglich das relative Moment massgebend, so muss die Geschwindigkeit der Stiftführung nur die Note, nicht aber den Character des Vocals ändern, was in der That von Einigen behauptet wird (Jenkin & Ewing, Grützner), während Andere (Graham Bell) auch Aenderung der Klangfarbe finden.

3. Synthese der Vocale. Die einfachste Synthese ist die resonatorische durch Singen des Vocals gegen die Saiten eines Klaviers bei aufgehobenem Dämpfer (Helmholtz); indem die den Partialtönen entsprechenden Saiten im Verhältniss der Intensitäten der ersteren mitschwingen, erzeugt sich der Vocal wieder, und man hört ihn deutlich herausschallen. Doch beweist dieser Versuch nur die Klangnatur des Vocals und entscheidet nichts über die obige Hauptfrage. Dasselbe gilt vom Graham-Bell'schen Telephon; die der Eisenplatte mitgetheilten Vocal-

schwingungen induciren oscillirende Ströme, welche durch ihre electromagnetische Wirkung die Platte des zweiten Telephons in gleiche Oscillationen versetzen, und so den Vocal reproduciren. Dies gelingt auch noch, wenn die Ströme nicht direct dem zweiten Telephon zugeleitet werden, sondern einer inducirenden Spirale, während die inducirte mit dem zweiten Telephon verbunden wird, ja sogar bis zu den Inductionsströmen fünfter Ordnung (Hermann). Dass trotz multipler Inductionen das Intensitätsverhältniss der Partialtöne (und ebenso das Phasenverhältniss, Hermann, welches jedoch für das Hören ohne Belang ist, vgl. Gehörorgan) unverändert bleibt, erklärt sich, wenn die Induction der Spiralen auf sich selbst berücksichtigt wird (F. Weber, Helmholtz). Bemerkenswerth ist, dass die durch den Vocal I inducirten Ströme Froschnerven nicht erregen, während die übrigen Vocale dies thun (du Bois-Reymond, Goltz, Hermann). — Directe Synthese aus den einzelnen Partialtönen wurde bewerkstelligt (Helmholtz) durch Stimmgabeln, welche auf die Noten B, b, f^1, b^1, d^2, f^2, gis^2, b^2 (harmon. Obertöne von B) abgestimmt waren, in Schwingung erhalten durch Electromagneten, welchen die Ströme einer nach dem Princip des Wagner'schen Hammers spielenden B-Gabel zugeleitet wurden; die Gabeln waren unhörbar aufgestellt, vor jeder aber befand sich eine auf ihren Grundton abgestimmte verschlossene Resonanzröhre, deren Oeffnung den Grundton rein erklingen liess. So ergab sich z. B. (fte = forte, p = piano):

	B	b	f^1	b^1	d^2	f^2	gis^2	b^2
U dumpf	fte							
U heller	fte	p	p					
O	p	p	p	fte	p			
A	p	p	p	p	fte	fte	fte	fte.

Neuerdings benutzt man auch Zungenpfeifen zur Vocalsynthese. Wichtig ist, dass jeder reine Ton, besonders die tieferen, den Character des Vocals U hat. Endlich kann man durch Aufsetzen von Resonatoren, welche den Mundtönen entsprechen, auf eine Zungenpfeife, der letzteren Vocalklänge ertheilen (Helmholtz).

Trotz der mannigfachen, vorstehenden erwähnten Versuche kann man die Frage über die acustische Natur der Vocale noch nicht als endgültig gelöst bezeichnen.

Die Diphthongen (Ai, Au, Aü, gewöhnlich unphysiologisch äu oder eu geschrieben), sind nichts Anderes als zwei schnell auf einander folgende Vocale.

2. Die Consonanten.

Man kann drei Gruppen von Consonanten unterscheiden: 1) die Liquidae oder Halbvocale; sie entstehen ähnlich den Vocalen durch Anblasen der Mund- oder Nasenhöhle bei bestimmten Stellungen der beweglichen Theile, wodurch leise Klänge, resp. Modificationen des Stimmklanges entstehen; an sie reihen sich an 2) die Zitter- oder R-Laute, bei welchen dieses Anblasen langsam intermittirend erfolgt, so dass ein schnurrendes Geräusch entsteht; 3) die Reibungs-

laute (Aspiratae), Geräusche, welche durch Anblasen einer verengten Stelle des Canals, mit oder ohne Stimme, entstehen; 4) die Explosivlaute, knallartige Geräusche, entstehend durch plötzliche Sprengung einer geschlossenen Canalstelle, ebenfalls mit oder ohne Stimme.

Die hauptsächlichsten zur Einstellung für diese Laute benutzten Canalstellen sind: a) der Lippenverschluss, zwischen den Lippen, oder der Unterlippe und den oberen Schneidezähnen (Lippenbuchstaben); b) der vordere Zungenverschluss, zwischen Zungenspitze und vorderem Theil des harten Gaumens (Zungenbuchstaben); c) der hintere Zungenverschluss, zwischen Zungenwurzel und hinterem Theil des harten Gaumens oder weichem Gaumen (Gaumenbuchstaben).

1) Die Liquidae.

M, N und Nnasale (wie in ng) entstehen durch die Stimme bei offnem Zugang zur Nasenhöhle und Verschluss der Mundhöhle am Lippenthor (M), vorderen (N) oder hinteren Zungenthor (N nasale). L entsteht durch stimmloses Anblasen, während die Zunge mit ihrer Spitze dem Gaumen vorn anliegt, aber seitlich zwischen sich und den Backzähnen zwei Spalten lässt.

2) Die Zitterlaute.

Durch intermittirendes Spielen der drei genannten Verschlüsse entstehen drei Arten von R, von denen das Lippen-R sprachlich nicht verwendet wird, wohl aber das Zungen- und Rachen-R je nach Sprache, Dialect und Gewohnheit.

3) Die Aspiratae.

Dieselben klingen mit Stimme weicher als ohne Stimme, und bilden so zwei Consonanten-Reihen:

	ohne Stimme	mit Stimme
am Lippenverschluss, meist in der zweiten oben genannten Form	F (V)	W
die Zungenspitze zwischen die Zahnreihen geschoben	engl. Th hart (wie in thing)	engl. Th weich (wie in the)
die Zungenspitze an den oberen Alveolarfortsatz gelegt, beide Zahnreihen einander genähert	S scharf	S weich
die Zungenspitze etwas weiter nach hinten, sonst wie voriges	Sch	J französisch
der Zungentheil hinter der Spitze an den Gaumen gelegt, Zähne weniger genähert	vorderes Ch (wie in ich)	J deutsch

	ohne Stimme	mit Stimme
die Zungenwurzel dem weichen Gaumen genähert	hinteres Ch (wie in ach)	—
Reibungslaut der Stimmritze	H	—

4) Die Explosivae.

Auch diese Laute nehmen mit Stimme einen anderen, weicheren Character an, so dass sie zwei Reihen bilden; sie können auch durch plötzlichen Verschluss (am Ende der Sylben) entstehen.

	ohne Stimme	mit Stimme
am Lippenverschluss	P	B
am vorderen Zungenverschluss	T	D
am hinteren Zungenverschluss	K	G

Zusammengesetzte Consonanten werden namentlich durch raschen Uebergang von Explosivlauten zu Aspiraten gebildet, wie Pf, Ps, Ts (Z), Ks (X).

Die Beobachtung der sprachbildenden Bewegungen geschieht theils durch Inspection der Mundhöhle, wenn der Mund offen ist, theils durch Palpation mittels des in den Mund eingeführten Fingers. Die Anliegestellen der Zunge bei den Consonanten kann man durch Bestreuen der Zunge mit gefärbten Pulvern markiren (Grützner). Neuerdings hat man auch angefangen, die Bewegungen der Mundtheile graphisch zu verzeichnen (Marey). Um über Offensein oder Verschluss des hinteren Naseneinganges zu entscheiden, bringt man vor die Nasenlöcher eine Kerzenflamme oder einen blanken Spiegel. Endlich sind viele Sprachverhältnisse durch Beobachtung der Sprache bei pathologischen Missbildungen (Mangel, Adhaesionen des Gaumensegels etc.) aufgehellt worden.

Zur Nachbildung der Sprachlaute (über directe Reproduction durch Telephon und Phonograph s. p. 246 f.) hat man Sprechmaschinen construirt (van Kempelen, Faber), welche auf Nachbildung der Mundtheile in Verbindung mit einem künstlichen Kehlkopf beruhen. Die Vocale lassen sich durch hölzerne Hohlräume mit veränderlichen Mundstücken, welche vor eine Zungenpfeife gebracht werden, zum Theil gut nachahmen (Willis u. A.).

Die Nerven, welche für die Sprache in Betracht kommen, sind ausser denen des Kehlkopfs hauptsächlich Hypoglossus und Facialis. Ueber die centrale Innervation s. unter Centralorgane.

Dritter Abschnitt.

Die Auslösungsapparate: Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem umfasst diejenigen Apparate, durch welche eine functionelle Verbindung zwischen Organen des Thieres hergestellt wird, der Art, dass gewisse Vorgänge in einem Organ nothwendig gewisse Vorgänge in einem anderen nach sich ziehen, und zwar unabhängig von directer gegenseitiger Berührung und von der Strömung flüssiger Säfte. In der Pflanze finden sich nirgends Organverkettungen, welche über die letztgenannten Beziehungen hinausgehen; das Nervensystem ist den Thieren eigenthümlich. Wie in der Einleitung schon besprochen, bietet das Nervensystem auch den Vorgängen der Aussenwelt Angriffspuncte, die Sinnesorgane, dar, durch welche diese Vorgänge Reactionen des Organismus auslösen. Die Sinnesorgane werden im vorliegenden Abschnitt zweckmässig mit abgehandelt, obgleich sie nicht rein nervöser Natur sind.

Zehntes Capitel.

Allgemeine Nervenphysiologie.

I. Die Nervenleitung.

Durchschneidung eines Nerven im lebenden Thiere hat stets bestimmte Functionsstörungen zur Folge; ist es ein Muskelnerv, so bleibt willkürliche Anstrengung den Muskel zu contrahiren erfolglos, und überhaupt der Muskel in Ruhe, wenn er nicht direct oder sein Nerv unterhalb der Schnittstelle gereizt wird; ist es ein Sinnesnerv, so

bleiben alle Eindrücke auf das Sinnesorgan fortan ohne Wirkung auf das Bewusstsein.

Man schliesst hieraus, dass der Nerv gewisse Vorgänge durch seine Continuität fortpflanzt und nennt diese Fortpflanzung Leitung.

1. Die Grundgesetze der Nervenleitung.

Da ausser der Durchschneidung auch Unterbindung oder sonstige Zerquetschung, ferner Aetzung, Verbrennung einer Nervenstelle die Leitung unterbricht, so ist unversehrte Continuität des Nerven die erste Leitungsbedingung. Bis an die verletzte Stelle findet die Leitung statt, denn verzweigte Nervenfasern, denen ein Zweig abgeschnitten wird, leiten noch in den anderen Zweig hinein.

In gemischten Nervenstämmen können die Bewegungsfasern erregt sein, ohne dass zugleich Empfindungen eintreten, und umgekehrt; ferner können im Bereich eines Empfindungsnerven, z. B. des Sehnerven, die feinsten räumlichen Unterscheidungen stattfinden, d. h. einzelne Fasern leiten, während die übrigen ruhen. Hieraus geht hervor, dass die Leitung nie von einer Nervenfaser auf eine andere übergeht, oder dass die neben einander im Nervenstamm verlaufenden Fasern physiologisch von einander isolirt sind. Die Nervenstämme sind also nur gemeinsame anatomische Bahnen von Fasern, und bilden keine physiologischen Einheiten; die Verästelung der Nerven besteht nur in einem Auseinanderweichen der Fasern, ohne Verzweigung der Fasern selbst. Letztere kommt nur in den Endorganen (Muskeln etc.) vor, wo keine physiologische Trennung der Fasereffecte mehr nöthig ist.

Der Leitungsvorgang in den Nervenfasern wird normal immer von einem ihrer natürlichen Enden aus eingeleitet: bei den Bewegungs- und Absonderungsfasern vom centralen, bei den Empfindungsfasern vom peripherischen Ende; während der Erfolg der Leitung am andern Endorgan stattfindet. Man unterscheidet hiernach centrifugale und centripetale Nervenfasern. Die Einleitung des Leitungsvorganges bezeichnet man kurz als Erregung der Nervenfaser.

Aber auch an jeder Stelle ihrer Verlaufes kann eine Nervenfaser durch künstliche Reize erregt werden, worauf derselbe Leitungsvorgang wie sonst, und an demselben Ende wie sonst der Erfolg eintritt. Dieser Erfolg ist in jeder Hinsicht der gleiche wie bei der natürlichen Erregung vom anderen Endorgan her, beim motorischen Nerven also Bewegung, beim secretorischen Absonderung, beim Empfindungsnerven Empfindung. Letztere ist ferner ihrer Qua-

lität und Localisation nach genau dieselbe, als wenn vom natürlichen Reiz im Endorgan ein Leitungsvorgang ausgelöst worden wäre, also beim Sehnerven eine im Aussenraum auftretende Lichterscheinung, beim Hörnerven Schall, bei einem Hautnerven Empfindung in seinem Endpunct in der Haut. So erklärt sich leicht, warum Amputirte bei Reizung der Nervenstümpfe noch Schmerzen in dem nicht mehr vorhandenen Gliede haben. Den sonach unabänderlichen Erfolg der Reizung einer Nervenfaser nennt man ihre specifische Energie.

Die, scheinbar naheliegende Annahme, dass die centrifugalen Nerven nur in centrifugaler Richtung, die centripetalen nur centripetal leiten können, ist in Wirklichkeit überflüssig, und viel verwickelter als die Annahme, dass jede Nervenfaser in beiden Richtungen leitet, aber nur an einem Ende mit einem solchen Organ verbunden ist, in welchem ein Erfolg der Leitung auftreten kann. Direct aber wird das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen: 1. durch die bei Reizung in der Mitte nach beiden Richtungen sich erstreckenden galvanischen Erregungswirkungen (du Bois-Reymond; vgl. unten sub IV. 1. b); 2. durch den bei Reizung eines Zweiges verästelter motorischer Fasern im ganzen Bereich der Verzweigung auftretenden Erfolg (Kühne, Babuchin); 3. durch die Versuche an künstlich vereinigten sensiblen und motorischen Nerven, welche also an beiden Enden Erfolgsorgane haben (Bidder, Philipeaux & Vulpian).

Spaltet man einen Frosch-Sartorius an seinem breiten Ende in zwei Zipfel, so treten bei Reizung des Einen fibrilläre Zuckungen im andern auf, welche nur von verzweigten Nervenfasern herrühren können, deren Zweige auf beide Zipfel vertheilt sind; die motorischen Zweige im gereizten Zipfel leiten also hierbei centripetal (Kühne). Beim Zitterwelse besitzt das electrische Organ nur eine einzige, vielfach verzweigte Nervenfaser; reizt man einen Zweig derselben, so entladet sich das ganze Organ (Babuchin). — Vereinigt man das centrale Ende des sensiblen Lingualis mit dem peripherischen des motorischen Hypoglossus (über solche Verheilungen s. unten sub III.), so hat man einen künstlichen Nerven, der bei irgendwelcher Reizung an beiden Enden Erfolge zeigen kann und zeigt. Gegen die Beweiskraft dieses Versuches sind aber Einwände erhoben worden, weil der Lingualis Fasern der Chorda tympani enthält, welche ihm auch ohne Verwachsung mit dem Hypoglossus nach Durchschneidung des letzteren motorische Wirkungen ertheilen (s. unten sub III.).

2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung.

Die früheren übertriebenen Vorstellungen von der Geschwindigkeit der nervösen Processe wurden zuerst erschüttert durch die bei den Centralorganen zu erwähnenden Fehler, welche die Astronomen bei Bestimmung der Zeit eines Sterndurchganges bemerkten. Die erste genaue Messung geschah 1850 durch Helmholtz an motorischen Froschnerven.

Bestimmt man die Latenzzeit einer indirect erregten Muskelzuckung (durch das Myographion oder die Pouillet'sche Zeitmessung, p. 185 und 186), einmal bei Reizung einer nahen und einmal bei Reizung einer entfernten Nervenstelle, so ist sie im letzteren Falle grösser. Die Zeitdifferenz ist der Differenz der Reizabstände proportional, und ergiebt eine Leitungsgeschwindigkeit von im Mittel 27,25 m. p. sec. (Helmholtz). Derselbe Betrag ergiebt sich durch Versuche mit dem Actionsstrom (Bernstein, vgl. unten sub IV.1.b).

An den motorischen Nerven des Menschen lassen sich nach ähnlicher Methode am Arme Messungen mittels eines Dicken-Myographions (p. 186) anstellen, sie ergeben etwa 34 m. (Helmholtz & Baxt). Versuche mit dem Actionsstrom ergaben 43 m. (Hermann). Die Eingeweidenerven scheinen viel langsamer zu leiten; so wird angegeben für die Schlundfasern des Vagus 8,2, für die Kehlkopffasern desselben 66,7 m. (Chauveau).

An den sensiblen Nerven des Menschen sind zahlreiche, sehr bedeutend von einander abweichende Messungen mittels der Reactionszeit angestellt worden (Helmholtz und viele Andere), d. h. es wurde bei Reizung einer dem Gehirn näheren und einer entfernteren Nervenstelle die Empfindung durch eine Reaction signalisirt, und die Zeit zwischen Reiz und Reaction gemessen; die Resultate schwanken zwischen 26 und mehreren Hundert Meter. Die Methode ist wegen anderer, höchst schwankender Einflüsse auf die Reactionszeit unbrauchbar (s. unter Centralorgane). Man darf annehmen, dass die sensiblen Nerven mit derselben Geschwindigkeit leiten wie die motorischen.

Die Leitungsgeschwindigkeit zeigt sich von folgenden Umständen abhängig: 1. Durch Kälte wird sie ausserordentlich verlangsamt (Helmholtz). 2. Einige geben an, dass stärkere Erregungen schneller geleitet werden (Helmholtz & Baxt, Hirsch u. A.), was Andere bestreiten (Rosenthal, Lautenbach). 3. Electrotonus (s. unten) verzögert die Leitung (v. Bezold; nach Rutherford nur an der positiven Electrode, während die negative beschleunigt). 4. Die Leitungsgeschwindigkeit ist nach Einigen keine constante, sondern eine beschleunigte (H. Munk; nach Rosenthal im Gegentheil eine verzögerte).

II. Die Erregung des Nerven.

1. Electrische Einwirkungen.

a. Wirkungen auf die Erregbarkeit.

Ein constanter Strom, welcher eine Strecke des Nerven der Länge nach durchfliesst, erhält den ganzen Nerven in einem veränderten Zu-

stande, der als Electrotonus bezeichnet wird (du Bois-Reymond). Die Veränderung besteht in besonderen galvanischen Eigenschaften (s. unten sub IV. 1. c) und in Abnormitäten der Erregbarkeit (Ritter, Nobili, Valentin). Das Grundgesetz der letzteren lautet (Eckhard, Pflüger): Der Nerv zerfällt durch den („polarisirenden") Strom in eine Strecke erhöhter und eine Strecke verminderter Erregbarkeit, erstere zu beiden Seiten der Cathode, letztere zu beiden Seiten der Anode. Die Veränderung nennt man Catelectrotonus und Anelectrotonus. An den Electroden selbst ist diese Veränderung am stärksten, nimmt nach beiden Seiten ab, und wird in einiger Entfernung unmerklich. In der durchflossenen (intrapolaren) Strecke selbst giebt es einen neutralen Grenzpunct zwischen Cat- und Anelectrotonus, mit unveränderter Erregbarkeit, den Indifferenzpunct. Nach der Oeffnung hinterlässt für kurze Zeit umgekehrt der Catelectrotonus verminderte, der Anelectrotonus erhöhte Erregbarkeit. Starke Verminderungen der Erregbarkeit sind zugleich mit Leitungsunfähigkeit verbunden.

Zur Feststellung dieser Erscheinungen müssen untermaximale Reize, am besten electrische oder chemische (ein Tropfen concentrirter Kochsalzlösung), angewandt werden, am einfachsten am motorischen Nerven. Die Zuckung, resp. der Tetanus, wird dann durch Schliessung des polarisirenden Stromes verstärkt, oder geschwächt resp. aufgehoben, je nachdem auf die Reizstelle Cat- oder Anelectrotonus verlegt wird. Am einfachsten gestaltet sich der Versuch, wenn die Reizstelle infrapolar, d. h. zwischen durchflossener Strecke und Muskel liegt. Bei suprapolarer Reizung beseitigt der Strom schon bei mässiger Stärke die Wirkung (auch für aufsteigende Richtung, wo die Reizstelle im Catelectrotonus liegt), weil die unerregbare anelectrotonische Strecke nicht leitet (Pflüger). Die Prüfung in der intrapolaren Strecke kann nur durch chemische Reizung geschehen, weil bei electrischer der Reizstrom und der polarisirende Strom sich in einander verzweigen würden; es ergiebt sich hier, dass der Indifferenzpunct nicht immer in der Mitte der Strecke liegt, sondern bei schwachen Strömen nach der Anode, bei starken nach der Cathode verschoben ist (Pflüger). Durchfliesst ein Reizstrom die ganze intrapolare Strecke, so erscheint seine Wirkung, unabhängig von der Richtung des polarisirenden Stromes, durch schwache Ströme erhöht, durch starke herabgesetzt (Pflüger).

An sensiblen Nerven ist die Feststellung der electrotonischen Erscheinungen nur mittels der Reflexzuckungen möglich, soll aber hier die erwarteten Resultate geben (Hällstén). An den motorischen Nerven des lebenden Menschen scheitert der Nachweis an der Unmöglichkeit, den tief liegenden Nerven den Strom in der Weise wie bei ausgeschnittenen zuzuleiten (Erb, Helmholtz).

Ueber die Geschwindigkeit der Ausbreitung des Electrotonus s. unten sub IV. 1. c.

b. Erregende Wirkungen.

Im Allgemeinen bewirkt ein durch einen motorischen Nerven geleiteter Strom nur bei der Schliessung und Oeffnung, nicht aber während seines Bestandes Zuckung (Ritter u. A.); ferner wirken Entladungsschläge der Reibungselectricität und Inductionsströme stark erregend. Man kann aus diesen Thatsachen folgendes Gesetz ableiten (du Bois-Reymond): Erregend wirkt nicht die Dichte des den motorischen Nerven durchfliessenden Stromes, sondern nur die Veränderung der Dichte in der Zeit.

Während für alle äusseren Wirkungen des Stromes, z. B. die electromagnetischen und inducirenden, nur die Intensität, d. h. die den ganzen Leiterquerschnitt durchströmende Electricitätsmenge, in Frage kommt, handelt es sich bei den Wirkungen auf den durchströmten Leiter selbst, z. B. den erwärmenden, electrolytischen und physiologischen, um die durch jedes Theilchen fliessende Electricitätsmenge, die Stromdichte (Intensität dividirt durch Querschnittsgrösse). Bei der Schliessung und Oeffnung schwankt nun plötzlich die Dichte zwischen Null und dem vollen Werthe; aber auch andere Schwankungen der Dichte im Nerven, z. B. Herstellung und Wegräumung einer Nebenschliessung, wirken erregend, wenn ihre Curve genügend steil ist. Die Steilheit hängt aber ab: 1. bei gegebenem schliessenden, öffnenden oder sonst Schwankung bewirkenden Vorgang von der absoluten Grösse der Dichtenschwankung, z. B. bei gewöhnlicher Schliessung von der Stromintensität; 2. bei gegebener Schwankungsgrösse von der Plötzlichkeit der Schwankung. Besonders langsame und daher nicht erregende Schwankungen lassen sich hervorbringen durch Vorschieben eines Rheochordschiebers (s. unten), oder durch das sog. Hineinschleichen in eine Kette (Ritter), d. h. die Aufnahme eines Elementes nach dem andern in den Kreis der thierischen Theile. Inductions- und Entladungsströme haben nur momentane Dauer und bilden daher sehr steile Stromesschwankungen (s. auch unten p. 258).

Die Zuckungen treten nicht jedesmal bei Schliessung und Oeffnung, sondern häufig nur in Einem der beiden Fälle auf; massgebend hierfür ist Richtung (Pfaff) und Stärke (Heidenhain) des Stroms; die hier herrschenden Regeln nennt man das Zuckungsgesetz (Pfaff, Nobili u. A.), dessen regelmässigste Form folgende ist (Pflüger):

Stromintensität	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
Schwächste	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittlere	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stärkste	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe

Die Grenzen der Intensitätsstufen sind höchst veränderlich.

Der Grund dieses Verhaltens ist darin erkannt worden (Pflüger, Chauveau), dass der Strom den Nerven bei der Schliessung nur an der Cathode, bei der Oeffnung nur an der Anode erregt, und zwar ist die Schliessungserregung an sich die stärkere. Hieraus erklärt sich zunächst, warum die schwächsten Ströme nur Schliessungszuckung geben. Mittlere Ströme geben alle 4 Zuckungen, weil sowohl die Cathoden- als die Anodenerregung dem Muskel zugeleitet wird. Bei den stärksten Strömen verliert die anelectrotonische Strecke ihr Leitungsvermögen (p. 254), der aufsteigende Strom kann daher bei der Schliessung, wo zwischen Reizstelle und Muskel die Anode liegt, keine Zuckung machen. Bei der Oeffnung ist die catelectrotonische Strecke momentan leitungsunfähig (vgl. p. 254), deshalb bleibt beim absteigenden Strom die Oeffnungszuckung aus (Pflüger).

Das eben angeführte Gesetz lässt sich nun weiter dahin fassen (Pflüger), dass eine Nervenstelle nur durch das Entstehen von Catelectrotonus und durch das Verschwinden von Anelectrotonus erregt wird, also jedesmal nur durch den Uebergang in einen Zustand grösserer Erregbarkeit.

Zur Abstufung der Stromintensität für die Versuche über das Zuckungsgesetz wendet man am besten das Rheochord an, d. h. eine aus Drähten bestehende Nebenschliessung zum Nerven, welche so eingerichtet ist, dass die nebenschliessenden Drahtlängen mittels eines Schiebers variirt werden können; da der Strom sich auf zwei Zweige der Leitung umgekehrt proportional ihrem Widerstande vertheilt, so ist der Stromzweig im Nerven um so stärker, je längere Drahtstrecken in die Nebenschliessung eingeführt werden. Dem Nerven wird der Strom zweckmässig durch unpolarisirbare Electroden (p. 203) zugeführt.

Nach sehr langen Schliessungen eines Stromes tritt bei der Oeffnung statt der Zuckung häufig Tetanus ein (Oeffnungstetanus, Ritter), welcher bei Wiederschliessung aufhört, durch Schliessung in entgegengesetzter Richtung dagegen verstärkt wird (Volta'sche Abwechselungen). Der Grund des Oeffnungstetanus liegt in der starken und dauernden Erregung der anelectrotonischen Strecke, was sich bei absteigenden Strömen dadurch zeigen lässt, dass der Tetanus durch einen Schnitt im Indifferenzpunct, welcher die anelectrotonische Strecke vom Muskel trennt, sofort beseitigt wird (Pflüger). Die Verstärkung durch Stromumkehr erklärt sich dadurch, dass die erregte Strecke nunmehr in Catelectrotonus, d. h. in erhöhte Erregbarkeit versetzt wird.

Zuweilen bewirkt, scheinbar abweichend von dem Grundgesetz (p. 255), der Strom während seiner ganzen Dauer unregelmässige

Zuckungen oder Tetanus (Pflüger). Dieser Schliessungstetanus rührt entweder davon her, dass auch dem constanten Strome eine erregende Wirkung zukommt, wofür die Erscheinungen an sensiblen Nerven (s. unten) angeführt werden, oder von unbekannten Umständen, welche zuweilen die cathodische Schliessungserregung verlängern, wie oben die anodische Oeffnungserregung. Unbekannte Umstände spielen jedenfalls mit, da der Schliessungstetanus nur bei gewissen Stromstärken, und stets unsicher auftritt, und weil zum Tetanisiren noch ein discontinuirliches Moment erforderlich ist, das weder beim Schliessungs- noch beim Oeffnungstetanus klar ist. Uebrigens geben diese Tetani keinen secundären Tetanus (Hering & Friedrich, Morat & Toussaint; vgl. p. 209).

An sensiblen Nerven bewährt sich das Erregungsgesetz insofern, als hauptsächlich Stromesschwankungen erregend wirken, und zwar entstehen bei starken Strömen am Frosche Reflexe nur bei Schliessung des aufsteigenden und bei Oeffnung des absteigenden Stromes (Pflüger), was leicht aus Obigem erklärlich ist. Ausserdem entstehen mässigere Empfindungen während der ganzen Dauer des Stromes, besonders Geschmacksempfindungen bei Durchströmung der Zunge, Schmerzen bei Durchströmung der Haut, besonders wenn diese excoriirt ist u. s. w. Jedoch lassen sich diese Erscheinungen möglicherweise aus Einwirkungen electrolytischer Producte auf die sensiblen Endorgane erklären (vgl. die Lehre vom electrischen Geschmack im zwölften Capitel). Nur Eine Thatsache, nämlich die Schmerzempfindungen in der Hand während starker Durchströmung des Ulnaris am Vorderarm (Volta), würde zur Annahme einer erregenden Wirkung des constanten Stromes auf sensible Nerven zwingen.

An den herzhemmenden Vagusfasern bewährt sich das sog. Zuckungsgesetz in den kurzen, der Schliessung absteigender und Oeffnung aufsteigender Ströme folgenden Verzögerungen des Herzschlages (Donders). An secretorischen Nerven existiren keine Erfahrungen, ausser dass sie auf constante Ströme nicht reagiren, ebensowenig die vasomotorischen (Grützner). Die reflexerzeugenden Nerven scheinen auch durch constante Ströme erregt zu werden (Grützner).

Die Thatsache, dass die Schliessungserregung an sich stärker ist als die Oeffnungserregung, zeigt sich ganz besonders an den motorischen Nerven des lebenden Menschen (Fick u. A.).

Die Länge der durchflossenen Nervenstrecke hat auf die erregenden Wirkungen innerhalb gewisser Grenzen einen begünstigenden Einfluss, wenn der grössere Widerstand der längeren Strecke durch entsprechende Steigerung der electromotorischen Kraft compensirt wird

v. Humboldt u. A.). Der Grund liegt jedenfalls darin, r Abstand der Electroden den Electrotonus vermehrt (s. unten .1.c), auf welchem ja die Erregung beruht.

erner nimmt die erregende Wirkung ab, wenn der Strom nicht udinal, sondern schräg durch den Nerven geleitet wird, und wird streng transversaler Stromrichtung Null (Galvani), was am besten durch Versenken des Nerven in eine durchströmte ssigkeit nachweisen lässt (Hermann mit Albrecht & Meyer). t zunehmendem Winkel zwischen Faser- und Stromaxe nimmt die rregung nach unbekanntem Gesetze ab (annähernd wie der Cosinus, u Bois-Reymond, E. Fick). Auch dies hängt mit der Abhängigkeit des Electrotonus vom Stromwinkel zusammen (s. unten).

Einen wesentlichen Einfluss auf die Erregung hat endlich die Dauer des Stromes. Zunächst fällt bei kurzdauernden Strömen die Oeffnungserregung fort; Inductionsströme erregen überhaupt nur an ihrer Cathode (Chauveau, Fick u. A.). Offenbar kann das Verschwinden des Anelectrotonus nur dann erregen, wenn dieser Zeit hatte sich zu entwickeln. Bei immer kürzerer Schlussdauer wird aber auch die Schliessungserregung (aus ähnlichem Grunde) immer schwächer (Fick, Brücke u. A.), und endlich Null, wenn die Schliessung weniger als 0,0015 sec. dauert, an auf 0° abgekühlten Nerven schon unter 0,02 sec. (Helmholtz & König).

Von den Inductionsströmen, welche das wirksamste electrische Erregungsmittel sind (p. 255), wirkt der Schliessungsinductionsstrom schwächer als der Oeffnungsstrom, weil ersterer durch den Extracurrent verzögert und geschwächt wird, während bei der Oeffnung der Extracurrent nicht zu Stande kommt. Sollen beide Inductionsströme annähernd gleiche Wirkung haben, so muss man statt Schliessung und Oeffnung des primären Kreises Wegnahme und Herstellung einer gutleitenden Nebenschliessung zur primären Spirale einführen, so dass diese nie offen ist und daher stets der Extracurrent zu Stande kommt (Helmholtz). Auch den Wagnerschen Hammer, welcher den primären Strom selbstthätig unterbricht (behufs des Tetanisirens) kann man so modificiren (Helmholtz), dass er eine Nebenschliessung herstellt und wegräumt.

Auch bei offenem Inductionskreise treten häufig in einem damit verbundenen Präparate Zuckungen resp. Tetanus durch die Inductionen ein, die sog. unipolaren Inductionszuckungen (du Bois-Reymond), namentlich wenn eins der offenen Enden mit einem grossen Conductor, z. B. der Erde, verbunden ist, oder wenn beide Enden in Form von Condensatorplatten einander nahe gegenüberstehen, kurz also wenn die Enden des Kreises grosse Ladungscapacität haben. Es scheint, dass in diesem Falle durch die Ladung und Entladung ein stromartiger Vorgang entsteht. Das Zuckungsgesetz bewährt sich hier so als ob ein wirklicher Inductionsstrom vorhanden wäre. — Die unipolaren Wirkungen bilden bei Reiz-

versuchen am lebenden Thiere eine Quelle von Täuschungen durch Ausbreitung der Reizung auf nicht im Kreise befindliche Nerven, zumal auch bei Schliessung des Kreises durch einen Nerven der grosse Widerstand des letzteren die Schliessung so unvollkommen macht, dass noch unipolare Wirkungen möglich sind (du Bois-Reymond). Man verhindert letztere, indem man erstens den Inductionskreis nie offen lässt, sondern die Ströme durch eine gutleitende Nebenschliessung (du Bois-Reymond's Schlüssel) vom Nerven abblendet, welche behufs Reizung geöffnet wird, zweitens die untere Electrode (durch die Gas- oder Wasserleitungsröhren) mit der Erde verbindet (Engelmann & Place).

2. Thermische Einwirkungen.

Die Erregbarkeit der Nerven erhält sich von 0° bis gegen 50° (für Froschnerven), bei den 50° nahen Temperaturen aber nur für kurze Zeit; bis 50° kann der Nerv durch Abkühlung die verlorene Erregbarkeit wiedergewinnen; bei 65° stirbt er sofort ab; die Erwärmung über mittlere Temperatur erhöht ausserdem die Erregbarkeit, während sie unterhalb 15° herabgesetzt wird (Rosenthal & Afanasieff). Die Verlangsamung der Leitung der Kälte ist schon p. 253 erwähnt. Temperaturen über 35° bewirken häufig Erregung, Tetanus (Valentin, Eckhard u. A.); jedoch bleibt dieselbe bei reinen Versuchen aus, rührt also wohl von unbekannten Umständen her, welche erst durch die erhöhte Erregbarkeit zur Wirkung gelangen; nur sensible Nerven erregen bei hohen Temperaturen regelmässig Reflexe (Grützner). Auch Kälte kann erregend wirken: taucht man den Ellbogen in Eiswasser, so entsteht im Verbreitungsgebiet des Ulnaris Schmerz und dann „Einschlafen“ und Anästhesie (E. H. Weber).

3. Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche mechanische Läsionen (Schlag, Quetschung, Zerrung) erregen den Nerven, während allmähliche Drucksteigerung unwirksam ist (Fontana). Durch regelmässiges leichtes Hämmern einer Nervenstelle (mechanischer Tetanomotor, Heidenhain) kann man tetanisch reizen. Die zur Erregung eines Froschnerven nöthige lebendige Kraft liegt unter 0,007 grm.-mtr., und ist mehrere Hundert mal kleiner als die ausgelöste Muskelarbeit (Tigerstedt). Dehnung des Nerven (wobei die von einer Zickzackbiegung der Fasern herrührende Fontana'sche Bänderung verschwindet) erhöht die Erregbarkeit (Harless u. A.); das Maximum für Froschnerven liegt etwa bei 20—25 grm. Belastung (Tigerstedt). Am Menschen ist das sog. Einschlafen der Glieder eine durch Druck auf den Nervenstamm bewirkte Verminderung der Hautempfindlichkeit mit leichter Erregung (Kriebeln).

4. Chemische Einwirkungen.

Vertrocknung des Nerven ist mit heftigen Zuckungen und Tetanus des Muskels verbunden, welche durch Befeuchtung wieder beseitigt werden können (Kölliker); eine Erhöhung der Erregbarkeit geht der Erregung voraus (Harless). Auch concentrirte Salz- und Harnstofflösungen und concentrirtes Glycerin erregen durch Wasserentziehung; Auswässern beseitigt häufig die Erregung. Destillirtes Wasser vernichtet langsam die Erregbarkeit; in verdünnter ($^1/_2$procentiger) Kochsalzlösung (Kölliker), in Oel, Quecksilber hält sie sich sehr lange. Säuren, Alkalien, Salze der Schwermetalle, Alkohol, Chloroform und viele andere Substanzen vernichten die Erregbarkeit, häufig mit vorangehender heftiger Erregung (Eckhard, Kühne u. A.). Vom Ammoniak ist es streitig ob letztere eintritt.

5. Die natürliche Nervenerregung

besteht in unverständlichen Einwirkungen der mit den Faserenden verbundenen centralen und Sinnesapparate, von denen die folgenden Capitel handeln.

6. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse.

Nur die electrischen Reize lassen sich einigermassen graduiren; bei stets gleichem Schliessungsvorgang darf im Wesentlichen die erregende Dichtenschwankung (p. 255) der Stromintensität proportional gesetzt werden, welche sich mittels des Rheochords abstufen lässt; bei sehr grossem Widerstande im Ketten- und im Nervenkreise ist sie proportional den nebenschliessenden Drahtlängen; ist nämlich e die electromotorische Kraft, W der Widerstand des Kettenkreises, w_1 der der Nebenschliessung und w_2 der des Nervenkreises, so ergiebt sich, aus den Kirchhoff'schen Sätzen, für den Nervenkreis die Intensität

$i = \frac{e w_1}{W w_1 + W w_2 + w_1 w_2}$, und wenn w_1 gegen W und w_2 verschwindet, $i = \frac{e w_1}{W w_2}$. Inductionsströme können auch durch Verschieben der secundären Spirale gegen die primäre abgestuft werden; die Graduirung der Intensitäten muss mittels der Ablenkungen am Galvanometer geschehen (Fick). — Die Reizerfolge lassen sich nur indirect und unvollkommen an der Kraft oder Hubhöhe des Muskels vergleichen.

An einem gegebenen Präparat wachsen die Erfolge von einem gewissen Schwellenwerth des Reizes ab (p. 197) in einer gegen die Abscisse concaven Curve (Hermann, Tigerstedt) bis zu einem Maximum (über die übermaximalen Wirkungen s. p. 197).

Folgen gleiche untermaximale Reize rhythmisch auf einander, so nimmt häufig die Wirkung allmählich zu, d. h. jeder Reiz hinterlässt

eine kurze Erhöhung der Erregbarkeit (Wundt, v. Bezold & Engelmann). Dagegen bewirkt lange anhaltende oder sehr häufige, besonders tetanische, ferner sehr heftige Reizung Ermüdung, welche dadurch nachgewiesen werden kann, dass man den Muskel durch Einschiebung eines electrotonisirenden Stromes vor der Mitreizung und Mitermüdung bewahrt, und nachher den Strom öffnet (Bernstein).

Am gleichen Nerven hat die gleich starke Reizung verschiedener Stellen oft ungleichen Erfolg: namentlich ist die Erregbarkeit der dem Querschnittsende näheren Stellen grösser (Budge, Pflüger). Der Grund hiervon könnte darin liegen, dass die Erregung bei ihrer Fortleitung lavinenartig anschwillt (Pflüger), indessen sind bei sensiblen Nerven die Erfolge bei Reizung nahe dem Centrum grösser (Rutherford, Hällstén). Der wahrscheinlichste Grund ist der am Querschnittsende wegen des Demarcationsstroms herrschende Catelectrotonus (Hermann), und vermuthlich hat der ganz unversehrte Nerv überall gleiche Erregbarkeit; für mechanische Reize soll dies stets der Fall sein (Tigerstedt). — Ueber die Wirkungen des Absterbens s. unten sub III.

Endlich ist die noch unerklärte Thatsache zu erwähnen, dass aufsteigende Ströme am unteren Nervenende stärker erregen als absteigende, während es am oberen Ende umgekehrt ist (Hermann). Auch für beschränkte Nervenstrecken wird ein ähnliches Verhalten des unteren und oberen Abschnitts angegeben (Fleischl).

III. Die Lebensbedingungen des Nerven.

Ausgeschnittene Nerven verlieren nach einer gewissen, beim Kaltblüter längeren und durch Wärme verkürzten Zeit ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit; genauere Angaben sind nicht möglich, weil der Muskel bei indirecter Reizung schon früh versagt, wegen Absterbens der Nervenenden (p. 199); es scheint aus galvanischen Versuchen, dass der Nervenstamm zu dieser Zeit noch leistungsfähig ist. Im Beginn des Absterbens findet ein erhebliches Ansteigen der Erregbarkeit statt (Rosenthal). Die Stadien des Absterbens treten nicht an allen Stellen des Nerven gleichzeitig auf, sondern um so früher je näher dem Centrum (Valli, Ritter) oder dem Querschnitt (Rosenthal). Eine der Todtenstarre analoge sichtbare Veränderung ist nicht nachweisbar; die Meinung Einiger, dass der Axencylinder nicht präexistire, sondern eine postmortale Eiweissgerinnung darstelle, ist nicht

erwiesen. Nur am Querschnitt tritt eine degenerative Veränderung (traumatische Degeneration) der verletzten Fasern ein (Schiff), welche jedoch nur bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring geht, d. h. sich auf die verletzte Nervenfaserzelle beschränkt (Engelmann).

Die Ursache des Absterbens nach dem Ausschneiden lässt sich nicht so bestimmt wie beim Muskel ermitteln, weil der Stenson'sche Versuch aus dem oben angegebenen Grunde über das Verhalten des Nervenstammes nichts aussagt. Im Vacuum bleibt der Nerv, wie der Muskel (p. 214), lange erregbar (Pflüger & Ewald); auch seine grosse Gefässarmuth deutet auf grosse Unabhängigkeit von Kreislauf und Athmung. (Dies gilt jedoch keineswegs für die centralen und peripherischen Endorgane.)

Dagegen ist von grosser Bedeutung die Verbindung mit dem Centrum. Durchschnittene Nerven sterben in ihrem peripherischen Abschnitt ab, genau unter denselben Erscheinungen der Erregbarkeitsveränderungen wie ausgeschnittene (J. Müller & Sticker; Valli, Pfaff u. A.). Gleichzeitig beginnt eine paralytische Degeneration des vom Centrum abgetrennten Stückes (J. Müller, Steinrück u. A.), und zwar in ganzer Länge jeder abgetrennten Faser; der Axencylinder schwindet, das Mark wird trübe und körnig, und verschwindet dann ebenfalls, so dass nur das Neurilemm übrig bleibt, und der Nerv zu einem dünnen grauen Strange wird. Durchschneidet man die sensible Wurzel eines Spinalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark, so degenerirt nur der centrale am Rückenmark bleibende Stumpf, während der ganze, mit dem Ganglion noch verbundene Nerv unentartet bleibt; für die sensiblen Nervenfasern liegt also das Ernährungscentrum, von welchem sie nicht getrennt werden dürfen ohne zu degeneriren, nicht im Mark, sondern im Spinalganglion (Waller).

Die beiden Abschnitte eines durchschnittenen Nerven heilen sehr leicht wieder zusammen, mit voller Wiederherstellung des Leitungsvermögens (Cruikshank, Fontana); ein an zwei Stellen durchschnittener Nerv verheilt nur an der oberen Schnittstelle, d. h. die Verheilung erfolgt nur unter Vermittlung des Centralorgans (Vulpian).

Alle genannten Vorgänge verlaufen beim Kaltblüter sehr viel langsamer als beim Warmblüter. Bei letzterem ist die Erhöhung der Erregbarkeit und der Beginn der Degeneration schon in den ersten Tagen merklich, und der Verlust der Erreg-

barkeit am 4. Tage vollendet. Die Degeneration ist ein ausgezeichnetes Mittel um den anatomischen Verlauf einzelner Nervenfasern festzustellen, indem man sie durch Durchschneidung an einer centralen Stelle gleichsam kennzeichnet (Budge & Waller). Die Angabe, dass bei durchschnittenen sensiblen Nerven auch die centralen Enden wegen Mangel an Erregung degeneriren, ist höchst zweifelhaft. — Die Regeneration tritt auch dann ein, wenn die beiden Nervenstümpfe ziemlich weit auseinander liegen; jedenfalls kann eine bleibende Trennung eines Nerven nicht durch blosse Durchschneidung, sondern nur durch Excision (Resection) eines möglichst langen Stückes erreicht werden. Bei der Regeneration gemischter Nerven kehrt zuerst die Sensibilität, dann der Willenseinfluss und erst zuletzt die directe Erregbarkeit des peripherischen Stückes wieder (Schiff, Duchenne, Erb, Ziemssen & Weiss).

Eine völlig unerklärte Beobachtung ist, dass nach Durchschneidung und Degeneration des Hypoglossus der sensible Lingualis motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnt, welche mit der Regeneration des ersteren wieder schwindet (Philipeaux & Vulpian); die Erscheinung fehlt aber, wenn die Chorda tympani durchschnitten und degenerirt ist, ist also den dem Lingualis beigemischten Chordafasern zuzuschreiben (Vulpian; vgl. p. 252). Vor dem Motorischwerden des Lingualis hemmt seine Reizung das paralytische Flimmern der Zunge (p. 200), und später verstärkt sie dasselbe (Schiff).

IV. Die am Nerven selbst auftretenden functionellen Erscheinungen.

Obgleich die Thätigkeit des Nerven hauptsächlich an seinen Endorganen festgestellt wird, hat man sich doch mit Erfolg bemüht auch an ihm selber Veränderungen festzustellen. Mechanische Vorgänge (Bewegung) sind an den Nervenfasern durch Reizung nicht festzustellen. Auch eine Erwärmung konnten die sorgfältigsten thermoelectrischen Untersuchungen (Helmholtz, Heidenhain) nicht constatiren. Nur galvanische und chemische Veränderungen sind beobachtet.

1. Galvanische Erscheinungen am Nerven.

Die galvanischen Erscheinungen am Nerven sind denjenigen des Muskels in jeder Hinsicht analog, und können daher unter Verweisung auf p. 203 ff. sehr kurz behandelt werden. Wegen des grossen Widerstandes des Nerven (longitudinal etwa $2\frac{1}{2}$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers, transversal etwa das 5fache hiervon, Hermann) sind alle Ströme schwächer als beim Muskel, und daher empfindlichere Vorrichtungen nöthig.

a. Erscheinungen in der Ruhe.

An ruhenden ausgeschnittenen Nerven verhält sich der künstliche Querschnitt negativ gegen die Längsoberfläche (du Bois-Reymond); die electromotorische Kraft beträgt 0,02—0,03 Dan. Unsymmetrische

Längsschnittspuncte geben schwächere Ströme, nach demselben Gesetz wie am Muskel (p. 204). Der Strom eines künstlichen Querschnitts (welcher auch caustisch, thermisch etc. angelegt sein kann, vgl. p. 205), nimmt schnell ab, während neue Querschnitte volle Wirkung zeigen; der Grund liegt in der Begrenzung des Absterbeprocesses an den Ranvier'schen Schnürringen (p. 262), und in der Stromlosigkeit der unversehrten Zellen (Engelmann; vgl. auch p. 205). Ganz abgestorbene Nerven sind stromlos. Die natürlichen Enden der Nervenfasern sind tief in andere Gewebe vergraben, und können daher nicht untersucht werden; ein Strom der ihnen angehörte, ist nirgends nachgewiesen (über Netzhautströme s. d. zwölfte Cap.).

Alle Wirkungen ruhender Nerven sind also auf die Negativität verletzter Faserstellen gegen den lebenden Rest zurückzuführen, und daher als Demarcationsströme (p. 209) zu bezeichnen (Hermann).

b. Die Erscheinungen bei der Thätigkeit.

Der Demarcationsstrom zeigt bei tetanischer Erregung des Nerven eine negative Schwankung (du Bois-Reymond), welche indess weder secundären Tetanus, noch bei Einzelreizen secundäre Zuckung liefert (vgl. p. 206). Für Einzelreize ist die negative Schwankung nur mit dem Rheotom nachweisbar (Bernstein), wobei sich zeigt, dass der Nervenstrom rascher abnimmt als er wieder ansteigt, und sich beim Maximum der Schwankung umkehrt. Ohne Zweifel hat also auch die tetanische Schwankung eine Curve wie die ersten Senkungen der Fig. 21 sie andeuten. Die Gesammtdauer wird zu 0,0007 sec. angegeben (Bernstein).

Die negative Schwankung bewährt sich ebensogut wie die Muskelzuckung als Zeichen der am Nervenende anlangenden Erregung; so ist z. B. ihre Latenzzeit bei entfernter Reizung in r (Fig. 32) grösser als bei naher in r', wenn beide Male der Demarcationsstrom in lq abgeleitet wird, und zwar genau um so viel, wie der Leitungszeit in der Nervenstrecke rr' entspricht; ferner nimmt die Schwankung an Grösse zu oder ab, wenn die Reizstelle in Cat- oder Anelectrotonus versetzt wird (Bernstein). Bei Reizung des Ischiadicus zeigen nicht allein die hinteren, sondern auch die vorderen Spinalwurzeln negative Schwankung, ein sicherer Beweis, dass die motorischen Fasern auch centripetal leiten, und ebenso zeigt ein Querschnitt am Stamm negative Schwankung nicht bloss bei Reizung der vorderen, sondern auch bei solcher der hinteren Wurzeln; die sensiblen Fasern leiten also auch centrifugal, womit das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen ist (du Bois-Reymond, vgl. p. 252).



Fig. 32.

Leitet man den Demarcationsstrom so ab, dass die Längsschnitts-

electrode der Reizstelle r (Fig. 33) einmal näher und einmal entfernter liegt (Ableitung lq und l'q), so ergiebt das Rheotom



Fig. 33.

im ersteren Falle früheren Eintritt der Schwankung als im letzteren, und zwar ist wiederum die Zeitdifferenz etwa gleich der Leitungszeit in der Strecke ll'; hieraus ergiebt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die negative Schwankung von einer Veränderung an der Längsschnittsstelle des abgeleiteten Stromes herrührt, dass diese durch die Erregung negativer wird, und diese Negativität mit derselben Geschwindigkeit wie die Erregung über den Nerven abläuft (Bernstein).

Leitet man von zwei Längsschnittspuncten ll' eines Nerven (Fig. 34) so ab, dass kein Ruhestrom vorhanden ist, so gelingt es mit gewöhnlichen Hülfsmitteln nicht, eine Erregungswirkung nachzuweisen. Verzögert man aber die Leitung durch Kälte, so dass die



Fig. 34.

Phasen in l und l' mehr aus einander gezogen werden, und benutzt man ein Bündel mehrerer Nerven, so findet zwischen l und l' ein doppelsinniger Actionsstrom statt, die erste Phase dem Erregungsablauf gleichläufig, die zweite gegenläufig (Hermann). Unterbindet man den Nerven zwischen l und l', so dass die Erregung nicht nach l' gelangt, so fällt die zweite Phase fort, und der Versuch reducirt sich auf den obigen Fall des künstlichen Querschnitts; der Actionsstrom rührt also davon her, dass erregte Stellen sich gegen unerregte der gleichen Faser negativ verhalten, so dass zuerst l negativ ist gegen l', und dann umgekehrt; und die negative Schwankung rührt nur daher, dass die Erregungswelle den künstlichen Querschnitt nicht erreicht, weil die negative Substanz desselben an der Erregung nicht Theil nimmt (Hermann).

Im Tetanus zeigt sich zwischen l und l' kein Actionsstrom, weil die abwechselnden Negativitäten beider Stellen sich in ihrer Wirkung auf das Galvanometer aufheben. Kälte zieht nicht allein die Fortleitung, sondern auch den Ablauf der Erregung an der einzelnen Stelle (den phasischen Actionsstrom) in die Länge (Hermann).

c. Der Electrotonus.

Wird eine Nervenstrecke von einem constanten Strome durchflossen, und irgend eine andre Strecke des Nerven mit dem Galvanometer verbunden, so zeigt sich in letzterer ein dem durchgeleiteten

(polarisirenden) Strome gleichgerichteter Strom, welcher sich, falls ein Demarcationsstrom in der abgeleiteten Strecke ist, zu diesem algebraisch summirt (du Bois-Reymond).

Diese, als Electrotonus bezeichneten Ströme (vgl. auch p. 254) sind um so stärker: 1. je stärker der polarisirende Strom, 2. je länger, bei gleicher Stromstärke, die durchflossene Strecke, 3. je näher der durchflossenen Strecke die abgeleitete liegt; 4. sie fehlen wenn der polarisirende Strom quer durch den Nerven geleitet wird; 5. sie fehlen, wenn der Nerv zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbunden oder sonstwie physiologisch unterbrochen ist; 6. sie fehlen am abgestorbenen Nerven; 7. sie sind auf der Seite der Anode stärker als auf der der Cathode, und nehmen auf ersterer allmählich zu, auf letzterer ab; 8. ihre Grösse kann die des Demarcationsstromes um das 25fache und mehr übertreffen (du Bois-Reymond).

Legt man der abzuleitenden Strecke statt der Galvanometerenden den Nerven eines Froschschenkels an, so entsteht bei Schliessung resp. Oeffnung des polarisisirenden Stromes secundäre Zuckung und bei rascher Wiederholung der Schliessungen secundärer Tetanus; da diese Erscheinung bei nicht electrischen Reizungen ausbleibt, und durchaus von der Nähe der durchflossenen Strecke abhängt, kann sie nicht wie die secundären Zuckungen vom Muskel aus (p. 206), von dem Actionsstrom oder der negativen Schwankung herrühren (p. 264), sondern muss von der plötzlichen Entstehung resp. Aufhebung des Electrotonus abgeleitet werden (du Bois-Reymond); sie macht bei oberflächlicher Betrachtung den paradoxen Eindruck, als ob die Leitung von einem Nerven auf den andern übergegangen wäre (paradoxe Zuckung). Mittels der secundären Zuckung lässt sich nachweisen, dass der Electrotonus sehr schnell bei der Schliessung des polarisirenden Stromes im ganzen Nerven vorhanden ist, und mindestens mit derselben Geschwindigkeit, wie die Erregung, sich ausbreitet (Helmholtz). Reizt man ferner an einer Stelle und schliesst in demselben Moment einen starken aufsteigenden Strom oberhalb der Reizstelle, so bleibt die Wirkung des Reizes aus; der Anelectrotonus ist also auch an entfernten Nervenstellen schon im Momente der Schliessung vorhanden (Grünhagen; Hermann mit v. Baranowski & Garrè). Eine neuere auf Rheotomversuchen am Galvanometer beruhende Angabe schreibt im Gegentheil dem Electrotonus eine äusserst geringe Ausbreitungsgeschwindigkeit von 8—10 m. zu (Bernstein).

Nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes verschwindet auch der Electrotonus augenblicklich, und hinterlässt in den extrapolaren Strecken schwache Wirkungen, welche von der durchflossenen Strecke weg gerichtet und auf der anelectrotonischen Seite stärker sind (Hermann, Fick); die durchflossene Strecke selbst zeigt nach der Oeffnung einen dem polarisirenden entgegengesetzten Strom (Hermann).

Bei Tetanisirung eines im Electrotonus befindlichen Nerven zeigen die elec-

trotonischen Ströme eine negative Schwankung (Bernstein); ausserdem zeigt der polarisirende Strom selbst eine positive Schwankung (Grünhagen, Hermann), von welcher sich nachweisen lässt, dass sie nicht etwa auf Widerstandsabnahme im Nerven beruht. Die Untersuchung mit dem Rheotom ergiebt, dass der Actionsstrom an jeder Nervenstelle einen Zuwachs erhält, welcher intrapolar dem polarisirenden Strome gleichsinnig, extrapolar ihm entgegengesetzt ist, dass aber ausserdem die Erregungswelle selbst auf dem Wege zur Anode anschwillt, auf dem Wege zur Cathode abnimmt, und selbst erlöschen kann (Hermann).

Auch der Muskel besitzt electrotonische Ströme, welche jedoch viel schwächer sind als die des Nerven (Hermann); auch electrotonische Erregbarkeitsänderungen sind, wenigstens in der intrapolaren Strecke, vorhanden (vgl. p. 195).

Die Erscheinungen des Demarcations- und des Actionsstroms erklären sich genau wie beim Muskel (vgl. p. 209) aus einem electromotorischen Gegensatz zwischen unverändertem Faserinhalt einerseits und absterbendem oder erregtem andrerseits, wobei letzterer negativ ist. Die electrotonischen Ströme sind Zweige des polarisirenden Stromes, welcher durch eine innere Polarisirbarkeit der Nervenfasern gezwungen ist, sich sehr weit längs des Nerven auszubreiten (Hermann).

Leitet man einem Metalldraht, welcher von einem feuchten Leiter umgeben ist, an einer Strecke mittels des letzteren einen Strom zu, so zeigt die Oberfläche des ganzen Leiters Ströme, welche dem Gesetz des Electrotonus folgen; dieselben bleiben aus, wenn der Kerndraht aus amalgamirtem Zink und die Hülle aus Zinklösung besteht (Matteucci, Hermann). Der Grund hiervon liegt in der Polarisationsconstante zwischen Hülle und Kern; dieselbe stellt einen so grossen Widerstand dar, dass die übrigen, von den Längen der Stromfäden abhängigen Widerstände dagegen sehr klein sind, und deshalb der Eintritt des Stromes in den Kern sich auf lange Leiterstrecken fast gleichmässig ausbreitet. Dies ist, wie die Rechnung ergiebt (H. Weber), auch dann der Fall, wenn der Kern nicht besser leitet als die Hülle. Dass nun die Nervenfasern aus zwei concentrischen Substanzen bestehen, zwischen denen eine Polarisation stattfindet, darauf deutet der grosse Querwiderstand des Nerven im Vergleich zum Längswiderstand (p. 263). Im polarisirten Nerven sind also die Faserkerne an ihrer Oberfläche polarisirt, und zwar in der anelectrotonischen Strecke positiv, in der catelectrotonischen negativ, am stärksten an den Electroden selbst. Auch erklärt sich aus der Superposition beider Polarisationen der begünstigende Einfluss längerer intrapolarer Strecken auf den Electrotonus (p. 266). Die Ausbreitung des Stromes kann, wie sich auch am Drahtmodell zeigen lässt, nur soweit gehen, als die Continuität sowohl der Kern- als der Hüllensubstanz reicht; da die Unterbindung die Substanzen in indifferente Leiter verwandelt, muss sie die Ausbreitung unterbrechen (p. 266). Auf zahlreiche andere Folgerungen aus dieser Theorie, welche sämmlich den Thatsachen entsprechen, kann hier nicht eingegangen werden.

Die Wirkungen der Erregung auf den Electrotonus lassen sich erklären, wenn man annimmt, dass die Polarisationsconstanten des Nerven durch die Erregung herabgesetzt werden; dies muss den polarisirenden Strom selbst verstärken, seine

extrapolare Ausbreitung aber vermindern (Hermann). Ueber die Veränderungen der Erregungswelle selbst s. unten sub V.

2. Chemische Erscheinungen am Nerven.

Die chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz ist wenig bekannt, und wird meist nur aus der Zusammensetzung des Gehirns entnommen, da die dünnen Nerven kein genügendes Material liefern; es muss daher auf die Lehre vom Gehirn verwiesen werden. Die Reaction des Nerven ist in der Ruhe neutral, und soll wie beim Muskel durch Anstrengung und Absterben sauer werden (Funke), was aber von manchen Autoren bestritten wird. Sonstige Umsetzungen bei der Nerventhätigkeit sind nicht in brauchbarer Weise nachgewiesen. Der Stoffverbrauch des Nerven kann bei seiner Gefässarmuth und dem Mangel nachweisbarer Wärmebildung (p. 263) nur sehr gering sein. Es wäre aber denkbar, dass bei der Erregung trotzdem Zersetzungen stattfinden, welchen aber eine sofortige Regeneration folgt, so dass kein definitiver Verbrauch eintritt. Diejenigen Bestandtheile des Nerven, welche für seine Function ins Spiel treten, sind wahrscheinlich, noch mehr als die des Muskels (p. 215), so ungemein unbeständig, dass an eine Darstellung schwerlich zu denken ist.

V. Zur Theorie der Nervenfunction.

Die älteren Theorien, welche die Nerventhätigkeit durch Bewegungen eines Fluidums u. dgl. zu erklären versuchten, können gänzlich übergangen werden. Die Idee, dass die Nerventhätigkeit auf Electricität beruhe (Hausen 1743) konnte, selbst als der electrische Telegraph erfunden war, und die in manchen Puncten glückliche Vergleichung des Nervensystems mit einem Telegraphensystem sehr allgemein wurde, zu keiner brauchbaren Theorie entwickelt werden. Gegen jede tiefere Analogie mit den Telegraphen spricht die Abwesenheit geschlossener Stromkreise, stromgebender batterieartiger Apparate, das Fehlen jeder galvanischen Isolation der Nervenfasern, die Wirkung der Unterbindung und vor Allem die Langsamkeit der nervösen Leitung. Nach Entdeckung des Nervenstroms (du Bois-Reymond 1843) waren neue Handhaben für electrische Theorien gegeben; besonders wurde eine Zeit lang vermuthet, dass regelmässig angeordnete electromotorische Molecüle im Nerven, welche man zur Erklärung des Nervenstroms annahm, zugleich durch electrodynamische Aufeinanderwirkung die Leitung besorgen; jedoch ist weder eine solche

Theorie näher entwickelt worden, noch hat sich die Annahme solcher Molecüle überhaupt als nothwendig herausgestellt.

Die Nervenleitung wird fast allgemein jetzt so aufgefasst, dass jeder Faserabschnitt durch den angrenzenden Abschnitt grade so wie durch einen äusseren Reiz erregt wird, also als eine Fortpflanzung der Erregung von Theilchen zu Theilchen. Einige Thatsachen, welche gegen diese einfache Anschauung angeführt werden, namentlich dass eine Nervenstrecke unter gewissen abnormen Umständen leiten könne, ohne durch äussere Reize erregbar zu sein, sind theils streitig, theils nicht beweisend, da es sehr denkbar ist, dass die Erregung durch den Reiz des Nachbartheilchens günstigere Bedingungen findet als die durch äussere Reizmittel.

Worin nun aber diejenige Veränderung, welche man Erregung nennt, besteht, und wodurch sie dem Nachbartheilchen sich mittheilt, ist unbekannt. Sicher weiss man nur, dass jene Veränderung mit einer Negativität der erregten Stelle innig verbunden ist. Da nun der electrische Strom zugleich das wirksamste Reizmittel für den Nerven ist, und ausserdem die Erregbarkeit mächtig beeinflusst, ist es allerdings höchst wahrscheinlich, dass galvanische Vorgänge bei der Erregungsleitung die Hauptrolle spielen. Sehr bemerkenswerth ist, dass der Actionsstrom an einer erregten Nervenstelle so verläuft, dass er die erregte Stelle selbst in Anelectrotonus, ihre nächste Nachbarschaft aber in Catelectrotonus versetzt (Hermann).

Die electrotonische Polarisation gestattet, das p. 254 angeführte Gesetz so auszudrücken, dass positive Polarisation einer Nervenstelle ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit herabsetzt, negative sie erhöht. Der Indifferenzpunct ist der neutrale Grenzpunct zwischen positiver und negativer Polarisation. Das p. 256 entwickelte Erregungsgesetz kann so ausgedrückt werden: Eine Nervenstelle wird durch plötzliche Vermehrung negativer oder Verminderung positiver Polarisation erregt. Endlich das p. 267 erörterte Gesetz des Anschwellens und Abschwellens der Erregungswelle lautet: Die Welle nimmt zu, wenn sie zu positiveren, und ab wenn sie zu negativeren Stellen übergeht. Der letztere Satz gestattet übrigens, den Einfluss des Electrotonus auf die Nervenerfolge ohne Annahme von Erregbarkeitsveränderungen vollständig zu erklären, worauf indess hier nicht eingegangen werden kann.

VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern.

Ob den anatomischen Verschiedenheiten der Nervenfasern (doppeltcontourirte oder markhaltige; einfachcontourirte oder marklose; nackte Axencylinder) Verschiedenheiten der Function entsprechen,

ist bisher nicht bekannt. Die grauen sympathischen, meist aus marklosen Fasern bestehenden Nerven sind reizbar und leiten grade wie die übrigen; ihre Leitungsgeschwindigkeit könnte möglicherweise eine andere sein (p. 253).

Nach der Lage des Erfolgsorgans und nach dem Erfolge theilt man die Nervenfasern in centrifugale, centripetale und intercentrale ein, wobei jedoch die eigentliche Function, und wahrscheinlich auch alle anderen Eigenschaften der Faser selbst wahrscheinlich stets die gleichen bleiben. Thatsachen, welche vielleicht auf Verschiedenheiten motorischer und sensibler Fasern deuten, sind p. 257 und 263 (bei der Regeneration) erwähnt.

Von centrifugalen Fasern sind mit Sicherheit bisher nur motorische und secretorische bekannt. Eine zweifelhafte und streitige Gattung bilden die trophischen Fasern; man hat solche annehmen zu müssen geglaubt, um gewisse Ernährungsstörungen, welche nach Nervenläsionen auftreten, zu erklären. Die Entzündung und Vereiterung des Augapfels, welche nach Durchschneidung des Trigeminus eintritt, ist indess nur dem Wegfall der Sensibilität zuzuschreiben; denn das Auge bleibt gesund, wenn man es durch Schutzbrillen oder Vornähung des empfindenden (weil von Cervicalnerven versorgten) Ohres vor Verletzung schützt (Snellen). Die Mundgeschwüre, welche nach derselben Operation auftreten, rühren von Eindrücken der Zähne in die Schleimhaut her, weil der Unterkiefer wegen der einseitigen Kaumuskellähmung sich schief stellt (Rollett). Die Atrophie gelähmter Glieder erklärt sich aus der Abhängigkeit der Muskeln von ihrer Verbindung mit den Centren (p. 200). Dass auch Haut, Haare und andere Theile Veränderungen erleiden, würde erst dann zur Annahme besonderer die Ernährung beherrschender Nerven nöthigen, wenn der Einfluss der aufgehobenen Gefässinnervation und Sensibilität sicher eliminirt wäre. Dasselbe gilt, wenn man zur Erklärung von Hauterkrankungen, welche der Nervenausbreitung folgen, wie z. B. der Zoster, trophische Nerven annehmen will.

Die obige Erklärung der neuroparalytischen Augenentzündung hat man später wieder umzustossen versucht, weil nach Lähmung des Facialis, trotzdem das Thier jetzt sein Auge nicht mehr durch Lidschluss schützen kann, keine Entzündung eintritt (Samuel), und weil nach partieller Durchschneidung des Trigeminusstammes, sobald die innersten Fasern intact sind, trotz vollkommener Empfindungslähmung und ohne dass man das Auge künstlich schützt, keine Entzündung eintreten soll, während umgekehrt das Auge sich sehr leicht entzünde (wenn es nicht geschützt wird), sobald nur die innersten Fasern verletzt, die übrigen erhalten, das Auge also sen-

sibel geblieben ist (Meissner, Schiff). Doch ist letzteres bestritten, und ersteres beweist nicht viel, da das Thier sein Auge auch ohne Lidschluss vor vielen Insulten schützen kann. Gegen besondere trophische Nerven spricht auch, dass das Auge nach Trigeminus-Durchschneidung auf Entzündungsreize genau wie ein normales reagirt (Cohnheim & Senftleben).

Die centripetalen Nerven werden als sensible oder sensuelle, und als reflectorische bezeichnet, je nachdem man als ihre Hauptfunction die Erregung von Empfindungen oder von Reflexen betrachtet; wahrscheinlich sind beide Functionen stets vereinigt (vgl. die Lehre von den Centralorganen).

Als intercentrale Fasern hat vorliegendes Werk zuerst solche Fasern bezeichnet, welche zwischen zwei centralen Gebilden verlaufen. Sie bilden die Hauptmasse der Fasern in den Centralorganen (s. d.). Als intercentrale Fasern von peripherischem Verlauf müssen u. A. die regulatorischen Nerven, z. B. des Herzens, bezeichnet werden, da dieselben nach allgemeiner Annahme in den Ganglienzellen der Organe münden.

Die Nervenstämme enthalten meist Fasern verschiedener Gattung (gemischte Nerven), welche erst in der Nähe ihres Verbreitungsbezirks in rein motorische, rein sensible u. s. w. Aeste sich spalten. Nur bei den kurzen Hirnnerven führen die Nerven grösstentheils von Ursprung ab nur Fasern Einer Art (rein motorische, rein sensuelle Nerven).

Die Physiologie hat für jede Nervenfaser ihre specielle Function festzustellen, oder mit andern Worten ihr Erregungs- und ihr Erfolgsorgan zu ermitteln. Diese Aufgabe könnte rein anatomisch durch Präparation, oder durch das Hülfsmittel der Degeneration (p. 263) gelöst werden. Meist ist es einfacher, durch Reizung oder durch den Functionsausfall nach der Durchschneidung die Frage zu lösen. Die Ermittelungen dieses Gebietes (die sog. specielle Nervenphysiologie) werden zweckmässiger im Zusammenhang mit den Central- und Sinnesorganen dargestellt.

Elftes Capitel.

Die nervösen Centralorgane mit Einschluss der speciellen Nervenphysiologie.

I. Das Rückenmark und seine Nerven.

1. Der Bell'sche Lehrsatz.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern ein jeder entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen, welche die centrifugalen, und einer hinteren, welche die centripetalen Fasern enthält (Charles Bell, Magendie, J. Müller); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel. Letztere besitzt ein Ganglion, dessen Function, abgesehen von der p. 262 erwähnten trophischen Wirkung, völlig unbekannt ist.

Durchschneidet man sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn es fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein wie ein gelähmtes nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Eine scheinbare Abweichung vom Bell'schen Gesetze liegt in dem Umstande, dass die Durchschneidung und Quetschung der vorderen Wurzeln bei Warmblütern schmerzhaft ist (Longet). Indess ist nach der Durchschneidung nur das peripherische Ende der Wurzel empfindlich, das centrale nicht (Magendie); die beigemischten sensiblen Fasern kommen also von der Peripherie her (sensibilité récurrente), und die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln; auch zeigt nach der Durchschneidung der vorderen Wurzeln ihr centrales Ende eine Anzahl degenerirter und ihr peripherisches eine Anzahl undegenerirter Fasern (Schiff, Vulpian). Die Umbiegung der sensiblen Fasern in die motorische Bahn findet in der Nähe der peripherischen Endausbreitung statt; auch in sensible

Bahnen biegen sensible Fasern rückwärts um, so dass das peripherische Ende eines durchschnittenen sensiblen Nerven meist empfindlich ist (Arloing & Tripier). Am Kopfe kommt ebenfalls recurrirende Sensibilität vor, die vom Trigeminus herrührt.

Durchschneidet man die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven, so sinkt plötzlich die Erregbarkeit der vorderen (Ludwig & Cyon). Es müssen also die ersteren durch einen reflectorischen Vorgang beständig die Erregbarkeit der letzteren steigern, oder was verständlicher wäre, sie beständig schwach erregen (vgl. unten sub 4, Muskeltonus), so dass bei Reizung der vorderen sich der Reiz zu dieser beständigen Erregung addirt.

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven (in den vorderen Wurzeln enthalten) sind: 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und, zum Theil durch Vermittlung des Sympathicus, für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae, Uterus; 2. vasomotorische und gefässerweiternde Fasern für die Arterien der Körpers; diese gehen jedoch theilweise zunächst in den Sympathicus über und treten dann in andere Spinalwurzeln ein (vgl. p. 65); 3. möglicherweise auch secretorische und trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die sensiblen Nervenfasern für die Empfindung der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven der einzelnen Muskeln, Hautstellen etc. auf die 31 Wurzelpaare ist aus den Angaben der Anatomie zu entnehmen.

2. Das Rückenmark als Leiter zum Gehirn.

Das Rückenmark bildet die einzige nervöse Verbindung zwischen dem Gehirn und den Rückenmarksnerven, wenn man von einigen schwachen anastomotischen Verbindungen zwischen Hirn- und Spinalnerven durch den Sympathicus absieht. Das Rückenmark muss also alle Einwirkungen des Willens und der Hirncentra auf die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und andrerseits alle Empfindungen der letzteren Theile, durch Leitung vermitteln.

Dies bestätigt sich sofort durch die Wirkungen zufälliger oder experimenteller Durchtrennungen des Markes: alle Theile, welche ihre Nerven aus Markniveau's unterhalb der Durchschneidung beziehen, sind fortan dem Bewusstsein völlig entzogen, können weder willkürlich bewegt werden noch empfinden. Liegt die Durchschneidung hoch oben im Halsmark, so hört auch die Athmung auf, und die Gefässe

(auch die des Kopfes, wegen des spinalen Ursprungs des Kopfsympathicus) verlieren ihren Tonus.

Die Anatomie weist longitudinale Faserstränge in der weissen Substanz des Rückenmarks nach, und das Experiment und pathologische Erfahrungen bestätigen, dass diese die Leitung zum Gehirn besorgen, wenn auch keineswegs in ihrer ganzen Masse. Durchschneidungen der ganzen weissen Substanz mit Schonung der grauen wirken wie totale Rückenmarksdurchschneidung, während Durchschneidung der grauen Substanz um so wirkungsloser ist, je mehr es gelingt die umgebende weisse zu schonen (Brown-Séquard, Schiff).

Halbseitige Durchschneidungen der weissen Substanz lähmen die Empfindung und willkürliche Bewegung zwar vorzugsweise auf der Seite der Verletzung, jedoch treten nach vielen Autoren auch auf der unverletzten Seite Störungen auf, ja bei höher oben gelegenen halbseitigen Schnitten ist sogar die Störung, besonders der Sensibilität, in beiden Hinterbeinen von gleicher Grösse. Ein Theil der Leitungsbahnen zum Gehirn erleidet also im Bereich des Rückenmarks eine Kreuzung, ein anderer nicht. Die Kreuzung scheint ziemlich hoch über dem Ursprungsniveau zu liegen und von den sensiblen Fasern einen grösseren Theil zu betreffen (wenigstens noch im Rückenmarksbereich) als von den motorischen. Ueber andere Folgen halbseitiger Durchschneidungen s. unten sub 3e.

Zahlreiche Untersuchungen sind über den specielleren Verlauf der motorischen und sensiblen Leitungsbahnen in der weissen Substanz angestellt worden; Vieles schien dafür zu sprechen, dass, im Anschluss an das Bell'sche Gesetz, der ganze vordere Abschnitt der weissen Substanz die motorische, der ganze hintere die sensible Leitung vermittle. Neuere Untersuchungen aber haben festgestellt, dass, zunächst am Kaninchen, besonders am unteren Dorsaltheil, Durchschneidungen der weissen Vorder- und Hinterstränge die Leitung zum Gehirn nicht stören. Dagegen wirkt Durchschneidung der weissen Seitenstränge wie totale Durchschneidung, d. h. unterbricht die motorische und vasomotorische und die sensible Leitung; eine Sonderung der Lage beider Fasergattungen, etwa nach vorn und hinten, ist nicht nachweisbar (Ludwig mit Dittmar und Woroschiloff; Ott; Stricker & Weiss). Die Leitung zum Gehirn besorgen also, wenigstens in gewissen Niveau's, ausschliesslich die Seitenstränge.

Die andere Art der Leitungsermittelung, nämlich durch Reizungsversuche, scheitert an der Unerregbarkeit des Rücken-

marks gegen directe mechanische und electrische Reizung (Brown-Séquard, Schiff, van Deen, S. Mayer); abgesehen von chemischen Reizen, welche zum Theil wirksam zu sein scheinen, ist nämlich jede Rückenmarksreizung erfolglos, wenn sie nicht gerade die durchtretenden queren Spinalwurzelfasern trifft.

Eine Ausnahme machen die vom vasomotorischen Centrum durch das Rückenmark verlaufenden Fasern, da jede Rückenmarkreizung unterhalb der Reizstelle alle Arterien verengt (Ludwig & Thiry). Ebenso bewirkt Reizung der Rückenmarkssubstanz die p. 66 erwähnte reflectorische Erregung des Gefässcentrums, wirkt also pressorisch (Ludwig & Dittmar). Falls sich die, übrigens vielfach bestrittene (Fick & Engelken, Giannuzzi, Luchsinger) Wirkungslosigkeit der electrischen und mechanischen Reizung trotzdem bestätigen sollte, so wäre wohl eher an eine überwiegende Reizung der durch den Reiz mitgetroffenen hemmenden Fasern (s. oben), als an eine wirkliche Unerregbarkeit irgend welches leitenden Theils zu denken. Man hat die leitende Substanz im Mark, um auszudrücken, dass sie nur leitungs-, nicht erregungsfähig sei, als ästhesodisch (sensibel leitend), resp. kinesodisch (motorisch leitend) bezeichnet.

3. Die Reflexfunction des Rückenmarks.

Dass das Rückenmark mehr ist als ein blosser vom Gehirn entspringender Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten, lehrt schon die anatomische Betrachtung, vor Allem die Existenz der grauen Substanz, deren Bau (s. unten) durchaus auf centrale Functionen deutet, ferner das Fehlen des Gehirns beim Amphioxus lanceolatus, endlich der Umstand, dass das Rückenmark nicht, wie ein Nervenstamm beim Abgang seiner Aeste, mit der Abgabe der Spinalnerven an Dicke abnimmt, sondern seinen Querschnitt annähernd bis fast an sein Ende beibehält, und sogar in der Hals- und Lendengegend Anschwellungen besitzt. Eine Abnahme nach unten zeigen nur die Seitenstränge, entsprechend ihrer oben angegebenen Function.

Noch mehr aber beweisen zahlreiche physiologische Thatsachen (Legallois, Marshall Hall, Goltz), dass das Rückenmark ein selbstständig fungirendes Centralorgan ist. Vor Allem zeigt das Thier nach Abtrennung oder Lähmung des Gehirns die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen.

a. Die geordneten Reflexe.

Geköpfte Frösche machen auf Reizungen regelmässige und zweckmässige Abwehrbewegungen, welche von willkürlichen Bewegungen sich so wenig unterscheiden, dass man sie als die Wirkungen von im Rückenmark vorhandenen Seelenorganen betrachtet

hat (Pflüger). Da aber ganz ähnliche Bewegungen auch am unversehrten Menschen, und zwar hier nachweisbar unbewusst, in grosser Zahl vorkommen, z. B. der Lidschluss auf Berührung der Conjunctiva, die Bewegungen Schlafender, wenn sie gekitzelt werden, da ferner die Mitwirkung eines Bewusstseins bei den Bewegungen geköpfter Thiere nicht nachweisbar ist, betrachten die Meisten jene Bewegungen, sowie die zuletzt genannten, als Reflexe. Hiermit bezeichnet man die unwillkürliche Erregung centrifugaler Nerven, wenn sie unmittelbare Folge der Erregung centripetaler Nerven ist. Zum Unterschiede von den unten zu besprechenden abnormen Reflexerscheinungen hat dieses Werk die normalen Reflexe von erkennbarer Zweckmässigkeit als geordnete Reflexe bezeichnet.

Der geköpfte Frosch zeigt schon durch seine sitzende Stellung centrale Functionen, denn ein ganz gelähmter nimmt jede beliebige ihm ertheilte Stellung ein. Die erwähnten Abwehrreflexe bestehen hauptsächlich in Befreiungsversuchen bei schmerzhaftem Festhalten, Abwischen von Säure, welche auf die Haut aufgetragen ist. Diese Abwehrbewegungen sind zwar sehr regelmässig, aber es ist doch eine Abwechselung derselben möglich; schneidet man z. B. das Glied ab, welches zum Abwischen der Säure von einer Hautstelle benutzt wurde, so wird nach vergeblichen Bewegungen des Stumpfes, ein anderes Glied zu demselben Zwecke verwendet; indess hat in diesem Falle die Reizung durch längere Dauer (während der vergeblichen Stumpfbewegungen) eine grössere Intensität erreicht, so dass eine rein mechanische Erklärung dieser Erscheinung wohl möglich ist.

Auch über die Abwehr hinaus kommen zahlreiche geordnete Reflexe des Froschrückenmarks vor. So beobachtet man (Goltz) an Fröschen, deren Grosshirn vom Rückenmark getrennt ist, regelmässig ein Quaken, sobald man die Haut der Rückengegend sanft streicht, oder deren Nerven mechanisch reizt; ferner, zur Zeit der Begattung, beim Männchen ein festes und dauerndes Umarmen des Weibchens, wenn man dasselbe mit dem Rücken gegen die Brust des Männchens legt; auch andere ähnlich geformte Gegenstände (Männchen, der Finger des Untersuchenden) werden in gleicher Weise umklammert. (Der unversehrte Frosch quakt dagegen nicht regelmässig beim Streicheln des Rückens, und umarmt andere Gegenstände als das Weibchen nur dann, wenn man ihn unmittelbar vorher aus der Umarmung des Weibchens gerissen hat; Näheres über diesen Unterschied im Verhalten s. unten.)

Auch an Säugethieren kann man die geordneten Reflexfunctionen des isolirten Rückenmarks beobachten, z. B indem man das Gehirn durch Unterbindung seiner vier Hauptarterien tödtet (S. Mayer, Luchsinger) oder indem man das Rückenmark im mittleren Theil durchschneidet, und die vom Lendenmark abhängigen Theile des Thieres beobachtet (Goltz). Sehr junge Thiere zeigen auch wie Frösche die Reflexe nach dem Köpfen. Jedoch darf man die Versuche nicht zu bald nach der Trennung vornehmen, weil letztere eine vorübergehende Functionsunfähigkeit des unteren Markabschnitts, den sog. Shock (s. unten), nach sich zieht, dessen Schwinden abgewartet werden muss. Von geordneten Reflexen im Bereich des Lendenmarks sind namentlich zu erwähnen (Goltz mit Freusberg und Gergens): Kratzen gekitzelter Hautstellen, Harnentleerung bei gefüllter Blase, besonders auf Kitzeln am After, ebenso Kothentleerung, Erection des Penis bei sensibler Reizung desselben, ja alle zum Begattungsact sowie zur Gestation und zur Geburt erforderlichen Reflexe, endlich die das Gefässsystem betreffenden.

Am Menschen endlich stellen die geordneten Abwehrbewegungen im Schlafe grossentheils reine Markreflexe dar, da wenigstens das Seelenorgan eliminirt ist; ebenso zahlreiche unbewusste zweckmässige Bewegungen im wachen Zustande (vgl. auch unter Gehirn).

b. Die Reflexkrämpfe.

Unter abnormen Bedingungen können ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe auftreten, nämlich bei sehr heftiger Reizung, oder nach Einwirkung gewisser Gifte (Strychnin) und gewisser pathologischer Processe (traumatischer und rheumatischer Tetanus, Hydrophobie). Sie bestehen in vorübergehenden tetanischen Contractionen einzelner Muskelgruppen oder sämmtlicher Körpermuskeln, auf die Einwirkung sensibler Reize. Bei Strychninvergiftung genügt die leiseste Berührung oder Erschütterung um einen Krampf sämmtlicher Muskeln auszulösen, bei welchem durch das Uebergewicht der Strecker die Schenkel extendirt, der Rumpf nach hinten concav gespannt und der Kopf in den Nacken gezogen wird (Opisthotonus). Lebhafte künstliche Respiration, bis zur Apnoe, verhindert diese Reflexkrämpfe (Rosenthal & Leube), ebenso starke Abkühlung des Rückenmarks (Kunde).

c. Gesetzmässigkeiten der Reflexe.

Durch Reizung verschiedener Hautbezirke hirnloser Thiere, sowie durch pathologische Beobachtung lassen sich gewisse Gesetzmässig-

sie allmählich anwachsen müssen, z. B. die ther-
schen; bei ersteren, z. B. Eintauchen der Haut in
mmt die Haut immer höhere Temperaturen an, bei
ıtauchen in verdünnte Säure, wird die chemische
: grösser. In diesen Fällen tritt der Erfolg erst
ein, sei es, dass die Hautnerven erst bei einer ge-
t anfangen erregt zu werden, sei es, dass ihre Er-
ewisse Grösse erreichen muss, um im Marke den
sei es endlich, dass eine gewisse Dauer der Ein-
Iark für den Reflex nöthig ist. Die chemischen
g benutzt, um durch die Zeit, welche vom Beginn
s zum Eintritt des Reflexes vergeht (nach Metro-
ssen), die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu
'sche Methode), was zulässig ist, wenn in den zu
en ausserhalb des Rückenmarks Alles gleich bleibt.
en Hautreizen zeigt sich die wichtige Thatsache,
nductionsschlag keinen Reflex auslöst, sondern erst
hlägen, und zwar tritt der Erfolg nach um so we-
je stärker dieselben sind; dagegen ist das Inter-
halb gewisser Grenzen ohne Einfluss (Ludwig mit
d). Es findet also eine Summation der Wir-
k statt, und erst diese führt endlich zum Reflexe.
auch jedenfalls bei der Verzögerung des Reflexes
chemische Hautreize (s. oben) betheiligt. Auch
utreizen findet Summation statt; so tritt beim
erst nach längerer mechanischer Reizung des

eize ermittelt ist, gilt ohne Zweifel auch für
ade Reize, z. B. die Spannung der Blase und
uslösung der entleerenden Acte, die die Ge-
ten Reize u. s. w.
zu verwechseln mit der oben besprochenen
Methode, deren Haupttheil die Zeit der
rung ist) bezeichnet man das Intervall
auslösenden centripetalen Erregung im
gelösten centrifugalen. Diese Zeit kann
thirnten Thieren die Zeit zwischen Reiz
ei der Reactionszeit (sub II. 4. e) an-
nd die Zeit der Leitung in den Ner-

keiten der Reflexausbreitung erkennen (Pflüger). Vor Allem beschränkt sich der Reflex zunächst auf die gereizte Seite und das gereizte Glied, allgemeiner auf solche Muskelgruppen, deren Nerven aus gleichem Markniveau wie die erregten sensiblen Nerven entspringen. Doppelseitige Reflexe pflegen symmetrisch zu sein, und nie auf der nicht gereizten Seite stärker. Die Ausbreitung der Reflexe auf andre Niveau's als das gereizte geschieht meist continuirlich, d. h. es werden keine Muskelgruppen übersprungen; nur die Bewegungsgebiete der Medulla oblongata nehmen häufig an Reflexen Theil ohne Miterregung der zwischenliegenden Niveau's. Reflexe in fremden Niveau's, z. B. von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine oder umgekehrt treten am isolirten Rückenmark viel weniger leicht ein, als wenn die Medulla oblongata erhalten ist; diese enthält also Reflexcentra höherer Ordnung, welche mit allen Rückenmarksniveau's in Verbindung stehen (Owsjannikow u. A.). Indess gelten alle diese Sätze nur ungefähr. Auch am isolirten Rückenmark werden zuweilen Reflexe auf entfernte Niveau's, und sogar, was den obigen Sätzen ganz widerspricht, gekreuzte Reflexe (Gergens, Luchsinger), z. B. vom linken Hinterbein auf das rechte Vorderbein, beobachtet, namentlich bei solchen Thieren, deren normale Locomotion mit gekreuztem Zusammenwirken beider Beine (trabartig) geschieht; grade bei den gewöhnlichsten Versuchsthieren, Frosch und Kaninchen, ist dies nicht der Fall; daher jene älteren Angaben. Ueberhaupt sind viele geordnete Reflexe der normalen Locomotion ganz entsprechend, z. B. bei Schlangen schlängelnd (Tiegel).

d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit.

Geordnete Reflexe können durch mechanische, chemische, thermische und electrische Reizung der Haut ausgelöst werden, und sind meist nach der Reizart verschieden. Reizung der sensiblen Nervenstämme selbst hat nur selten und schwierig geordnete Reflexe zur Folge, wohl aber, namentlich bei Strychninvergiftung, Reflexkrämpfe. Die Ursache liegt zum Theil darin, dass starke Reizungen die Reflexe hemmen können (s. unten), grösstentheils aber wohl darin, dass der geordnete Reflex auch ein geordnetes Zusammenwirken vieler sensibler Fasern erfordert, wie es dem Tastbilde entspricht, dem der Reflex als Abwehr oder dgl. zugehört.

Jeder Hautreiz muss, um Reflex zu erzeugen, einen gewissen Schwellenwerth überschreiten. Manche Reize sind ihrer Natur nach

so beschaffen, dass sie allmählich anwachsen müssen, z. B. die thermischen und chemischen; bei ersteren, z. B. Eintauchen der Haut in warmes Wasser, nimmt die Haut immer höhere Temperaturen an, bei letzteren, z. B. Eintauchen in verdünnte Säure, wird die chemische Veränderung immer grösser. In diesen Fällen tritt der Erfolg erst nach längerer Zeit ein, sei es, dass die Hautnerven erst bei einer gewissen Reizintensität anfangen erregt zu werden, sei es, dass ihre Erregung erst eine gewisse Grösse erreichen muss, um im Marke den Reflex auszulösen, sei es endlich, dass eine gewisse Dauer der Einwirkung auf das Mark für den Reflex nöthig ist. Die chemischen Reize werden häufig benutzt, um durch die Zeit, welche vom Beginn des Eintauchens bis zum Eintritt des Reflexes vergeht (nach Metronomschlägen gemessen), die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu bestimmen (Türck'sche Methode), was zulässig ist, wenn in den zu vergleichenden Fällen ausserhalb des Rückenmarks Alles gleich bleibt.

Bei electrischen Hautreizen zeigt sich die wichtige Thatsache, dass ein einzelner Inductionsschlag keinen Reflex auslöst, sondern erst eine Reihe von Schlägen, und zwar tritt der Erfolg nach um so weniger Schlägen ein, je stärker dieselben sind; dagegen ist das Intervall der Reize innerhalb gewisser Grenzen ohne Einfluss (Ludwig mit Stirling und Ward). Es findet also eine Summation der Wirkungen auf das Mark statt, und erst diese führt endlich zum Reflexe. Diese Summation ist auch jedenfalls bei der Verzögerung des Reflexes auf thermische und chemische Hautreize (s. oben) betheiligt. Auch bei mechanischen Hautreizen findet Summation statt; so tritt beim Coitus die Ejaculation erst nach längerer mechanischer Reizung des erigirten Penis ein.

Was für die Hautreize ermittelt ist, gilt ohne Zweifel auch für viele innere reflexauslösende Reize, z. B. die Spannung der Blase und des Mastdarms bei der Auslösung der entleerenden Acte, die die Geburt einleitenden unbekannten Reize u. s. w.

Als Reflexzeit (nicht zu verwechseln mit der oben besprochenen Zeit bei der Türck'schen Methode, deren Haupttheil die Zeit der reflexauslösenden Hautveränderung ist) bezeichnet man das Intervall zwischen dem Anlangen der auslösenden centripetalen Erregung im Mark und dem Abgang der ausgelösten centrifugalen. Diese Zeit kann man messen, indem man bei enthirnten Thieren die Zeit zwischen Reiz und Bewegung nach einer der bei der Reactionszeit (sub II. 4. e) anzugebenden Methoden bestimmt, und die Zeit der Leitung in den Ner-

ven, sowie die Latenzzeit der Muskelzuckung in Abzug bringt. Solche Messungen (Helmholtz, Rosenthal, Exner, Wundt u. A.) ergaben Werthe von etwa $^1/_{20}$ Secunde, und weniger; die Reflexzeit wird durch Kälte verlängert, durch Reizverstärkung verkürzt, ebenso durch Strychnin (jedoch giebt Wundt umgekehrt für schwache Reize Verlängerung durch Strychnin an); sie ist ferner grösser wenn der Reflex auf ein anderes Markniveau, und ganz besonders wenn er auf die andere Seite übergeht.

e. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe und die Reflexhemmung.

Schon oben (p. 276) ist erwähnt, dass die regelmässigen geordneten Reflexe des isolirten Rückenmarks bei Thieren mit erhaltenem Gehirn nicht mehr unfehlbar auftreten. Der Grund liegt vor Allem in Einwirkung des Willens, welcher die meisten Reflexe unterdrücken kann. So geschieht das Kratzen einer juckenden Hautstelle nur im Schlafe regelmässig und wird im Wachen häufig unterdrückt; die Berührung des Augapfels, des Gaumensegels, kann durch Willensanstrengung ohne Lidschluss, resp. Schluckreflex ertragen werden; die Entleerung der gefüllten Harnblase, der Quakreflex des Frosches (p. 276) erfolgen erst nach Wegnahme des Gehirns als unfehlbare Reflexe. Jedoch kann der Wille nur solche Bewegungen unterdrücken, welche er auch umgekehrt selbstständig hervorrufen kann, z. B. nicht die Pupillenverengerung durch Licht, die Ejaculatio seminis auf der Höhe des Coitus.

Die Rückenmarksreflexe werden aber nach Abtragung des Gehirns nicht allein regelmässiger, sondern auch stärker, oder es genügt zu ihrer Auslösung ein schwächerer Reiz, resp. bei der Türck'schen Methode (p. 279) eine kürzere Einwirkungszeit. Zur Erklärung nimmt man an, dass Hemmungsfasern vom Gehirn zu den Reflexapparaten des Markes gehen, welche jedoch von den willkürlichen Hemmungsfasern verschieden zu sein scheinen, da sie nur quantitativ und nicht exclusiv auf die Reflexe einwirken. Beim Frosche gelingt es, ihren Ursprung im Gehirn einigermassen nachzuweisen; fällt nämlich der hirnabtrennende Schnitt unterhalb der Lobi optici (welche den Seh- und Vierhügeln höherer Thiere entsprechen), so werden die Reflexe verstärkt; dagegen nicht verändert, wenn er oberhalb der Lobi fällt; Reizung der Lobi optici mit Kochsalzpulver, Galle oder Blut hemmt die Reflexe sehr bedeutend; die Lobi optici enthalten also ein reflexhemmendes Centralorgan, welchem man beständige Erregung

zuschreiben muss (Setschenow). Den Ursprung dieses Tonus suchen Einige in der Erregung der höheren Sinnesnerven, besonders des Opticus, welcher in den Lobi mündet; nach Zerstörung des Opticus und Acusticus fällt indess der Tonus des Hemmungscentrums nach Andern nicht fort, sondern es werden nur die geordneten Markreflexe regelmässiger, etwa wie nach Abtrennung des Grosshirns (Langendorff).

Ist das Grosshirn erhalten, so sieht man nach halbseitigen Rückenmarksdurchschneidungen in dem unteren Körperabschnitt auf der verletzten Seite eine Hyperästhesie, z. B. Schreien auf mässige Reizung, auftreten, welche natürlich auf doppelseitige Durchschneidung wegfällt (Foderà, Schiff u. A.). Auf der anderen Seite ist zuweilen gleichzeitig Verminderung der Empfindlichkeit vorhanden (vgl. p. 274). Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung hat man angenommen, dass das Rückenmark cerebripetale Hemmungsfasern enthält, welche den sensiblen Eindruck auf das Gehirn vermindern; partielle Durchschneidungen des Seitenstranges beseitigen die Hyperästhesie, wenn sie den inneren Abschnitt seines mittleren Drittels betreffen; hier also müssten jene Hemmungsfasern verlaufen (Woroschiloff). Es wäre aber auch möglich, dass der Wegfall der oben besprochenen cerebrifugalen Reflexhemmungsfasern zugleich den Uebergang der Erregung von den sensiblen Wurzeln auf die zum Gehirn gehenden Längsfasern erleichtert (s. unten sub 4).

Endlich ist anzuführen, dass jede starke Reizung sensibler Nerven die Rückenmarksreflexe vermindert und unterdrücken kann, auch wenn sie den reflexauslösenden Nerven selbst betrifft (Goltz, Setschenow u. A.).

4. Theorie der Rückenmarksfunctionen nebst weiteren Thatsachen.

Die hauptsächlichste Rückenmarksfunction, der Reflex, wurde anfangs von besonderen Nervenfasern hergeleitet, welche, von sensiblen Endorganen ausgehend, das Centralorgan nur aufsuchen um daselbst in centrifugale Richtung umzubiegen. Diese Vorstellung, welche die Annahme eines besonderen, ausschliesslich für Reflexe bestimmten („excitomotorischen“) Nervensystems involvirt, und es unverständlich erscheinen lässt, warum die Umbiegung nicht an beliebiger Stelle auch ausserhalb des Centralorgans geschehen sollte, scheitert an der Thatsache, dass eine centripetale Faser nicht immer den gleichen, sondern die verschiedensten Reflexe auslöst, und selbst alle centrifu-

galen Fasern reflectorisch erregen kann. Ebenso musste die Vorstellung, dass die Reflexe auf mangelhafter Isolation der centripetalen und centrifugalen Leitungsbahnen im Centralorgane beruhen, wegen der Regelmässigkeit und functionellen Wichtigkeit der Reflexe aufgegeben werden.

Die Anatomie des Rückenmarks führt zu einer viel befriedigenderen Vorstellung vom Wesen des Reflexes. Sie lehrt, dass sowohl die sensiblen als die motorischen Wurzelfasern grösstentheils, wenn nicht alle, aus der grauen Substanz des Rückenmarks entspringen, in welcher sie zunächst mit multipolaren Ganglienzellen in Verbindung treten, deren Axencylinderfortsatz oder Deiters'schen Fortsatz sie bilden (vgl. die schematische Figur 35, welche einen sagittalen Längsschnitt, seitlich von der Medianebene darstellt). Von den vorderen Wurzeln wenigstens ist dies sicher, von den hinteren zweifelhaft; die kleineren, mehr spindelförmigen, sog. sensiblen Ganglienzellen der grauen Hinterhörner werden von Einigen als motorisch und mit vorderen Wurzelfasern communicirend angesehen. Welches nun auch der sehr schwer zu entziffernde Bau der grauen Substanz sei (die Meisten nehmen mit J. Gerlach ein feines Fasernetz an, welches aus den Ausläufern der multipolaren Ganglienzellen und den fibrillären Enden der in die graue Substanz eintretenden Längsstrangfasern gebildet wird), so ist eine Communication der sensiblen und motorischen Fasern durch Vermittlung der grauen Substanz vorhanden, welche zur ersten rohen Erklärung des Reflexes genügt.

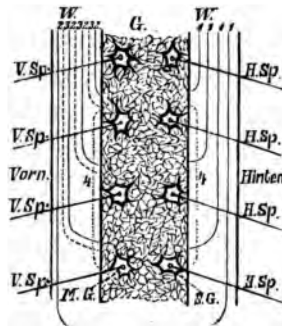


Fig. 35.

G. Graue Substanz. W. weisse Substanz (und zwar mit Einschluss der Seitenstränge). M.G. Motorische Ganglienzelle. S.G. Sensible Ganglienzelle. V.Sp. Vordere Spinalwurzelfaser. H. Sp. Hintere Spinalwurzelfaser. Die Bedeutung der Ziffern s. im Text.

Dieselben sensiblen Fasern der peripherischen Nerven, welche den Reflex auslösen, dienen offenbar auch zur Vermittelung der Empfindung, und dieselben motorischen Fasern, welche reflectorisch erregt werden, werden auch durch den Willen in Action gesetzt. Wenn dies richtig ist, so muss jede zum Hirn gehende und vom Hirn kommende Erregung durch ein Stück der grauen Substanz geleitet werden, und dies bestätigt auch die Anatomie, welche nirgends mit Sicherheit einen directen Uebergang der Wurzelfasern in Längsfasern der weissen Substanz aufweist.

Da die graue Substanz ein Continuum durch die ganze Länge des Markes darstellt, so sind zur Erklärung der Beschränktheit der Reflexe besondere Annahmen nöthig. Als die einfachste erscheint die, dass die Leitung in der grauen Substanz einen sehr grossen Widerstand findet, so dass sie immer nur auf geringe Entfernungen sich erstrecken kann (Hermann). Dass in der That die graue Substanz nicht etwa selbst vom und zum Gehirn leiten kann, beweisen die p. 274 mitgetheilten Erfahrungen. Ein sehr grosser Widerstand ist auch zur Erklärung der localisirten Empfindung und local beschränkten Willkürbewegung eine unentbehrliche Annahme, da ja beide Acte eine Leitung durch graue Substanz erfordern (s. oben); bei grossem Widerstand wird es fast so sein als ob die Wurzelfasern mit den in unmittelbarer Nähe ihres Ursprungs in die graue Substanz eintretenden Längsfasern in directer und isolirter Verbindung ständen. Auch stimmen einige Erfahrungen im Gebiete der Hautempfindungen sehr gut zu dieser Annahme. Starke Erregungen haben eine grössere scheinbare Ausbreitung in der Haut als schwache, der Schmerz strahlt aus; die in die graue Substanz eintretende Erregung muss um so weiter sich ausbreiten können, also um so mehr benachbarte Längsfasern mit erregen, je stärker sie ist. Diese stärkere Ausbreitung zeigen denn auch die Reflexe bei stärkerer Reizung (p. 276). Strychnin endlich würde jenen Widerstand vermindern oder beseitigen, und müsste eigentlich, wenn die Theorie richtig ist, die Localisationsschärfe der Empfindung herabsetzen.

Dennoch ist der Reflex keineswegs als eine blosse Ueberleitung durch die graue Substanz hindurch zu betrachten. Denn es gelingt niemals durch Reizung der centralen Enden motorischer Fasern andere motorische Fasern zu erregen oder in sensiblen Fasern negative Stromesschwankung zu erzeugen, weder am normalen noch am strychninisirten Thiere (J. Müller, Volkmann u. A.). Der Reflex muss also in einem selbstständigen Erregungsprocess der grauen Substanz, vermuthlich in den motorischen Ganglienzellen bestehen, auf welchen die von den sensiblen Fasern einstrahlende Erregung nur auslösend wirkt. Hierfür spricht ausserdem die Länge der Reflexzeit, welche wahrscheinlich die Latenzzeit der Ganglienerregung ist; weiter die Erscheinungen der Reizsummation, ferner der Umstand, dass die motorische Erregung, wie die Erscheinungen des Muskeltons zeigen, ein selbstständiges, und von der Erregungsart ganz unabhängiges Tempo von 19—20 Erregungen p. sec. (p. 188) innehält, für wel-

ches noch keine genügende Erklärung existirt, ebensowenig wie für die trotz continuirlicher Reizung erfolgenden periodischen Erregungen an Muskeln (p. 196), beim Athmungscentrum u. s. w. (über letzteres, und einschlägige Hypothesen s. unten sub II. 2). Endlich sind auch die directen Reize, welche die motorischen Apparate des Markes zu erregen vermögen, ganz andere als die allgemeinen Nervenreize, deren Wirkungsfähigkeit wenigstens höchst zweifelhaft ist. Dagegen wirken erregend Dyspnoe, gewisse Hitzegrade, gewisse Gifte, z. B. Picrotoxin. Die Wirksamkeit dieser Reize auf das isolirte Rückenmark wurde früher vielfach bestritten, weil das Vorübergehen der Shockwirkung (p. 277) nicht abgewartet wurde, ist aber jetzt festgestellt (Luchsinger u. A.). Ueber die Wirkungen dieser Reize s. unten. Im Gegensatz zur erregenden Wirkung der Dyspnoe scheint Apnoe die Reflexe zu vermindern (vgl. p. 277).

Zur Erklärung der geordneten Reflexe reicht das bisher Gesagte schwerlich aus, denn es ist kaum anzunehmen, dass die mannigfachen zu einem solchen zusammenwirkenden motorischen Fasern in demselben Niveau entspringen und in unmittelbarer Nähe der reflexauslösenden Faser; denn oft wirken sehr verschiedene Muskeln und selbst Gliedmassen zusammen (p. 278), deren Nerven gewiss nicht aus gleichen Markniveau's stammen. Man muss also annehmen, dass im Rückenmark gutleitende Verbindungen zwischen verschiedenen Niveau's existiren, durch welche motorische Zusammengehörigkeiten gebildet und coordinirte Bewegungen vorgesehen sind. Die Coordinationsvorrichtungen könnten entweder durch besserleitende Stränge der grauen Substanz selbst, oder, was wahrscheinlicher ist, durch Fasern der weissen Substanz hergestellt sein, welche verschiedene Puncte der grauen Substanz unter einander in gutleitende Verbindung setzen. Diese coordinirenden oder Commissuren-Fasern werden auch dadurch höchst wahrscheinlich, dass die weisse Substanz nicht von oben nach unten beständig an Dicke abnimmt; letzteres ist wie schon erwähnt nur bei den Seitensträngen der Fall (Stilling, Woroschiloff), entsprechend ihrer Bedeutung als physiologische Fortsetzung der Spinalnerven (p. 274), dagegen nicht bei den Vorder- und Hintersträngen, welche demnach vermuthlich die Längscommissurenfasern enthalten. Viele dieser Fasern überschreiten jedenfalls auch die Mittelebene, in den vorderen und hinteren weissen Commissuren der Anatomie, welche übrigens auch die p. 274 erwähnten Kreuzungen der cerebralen Faserzüge enthalten müssen. In Fig. 35

sind die Längscommissuren durch die mit 4 bezeichneten Fasern schematisirt.

Für die willkürlichen und sonstige vom Hirn aus erregte Bewegungen wird ohne Zweifel derselbe coordinirte motorische Complex in Thätigkeit versetzt, wie durch die sensiblen Fasern beim Reflex, und zwar durch die hauptsächlich in den Seitensträngen verlaufenden (im Schema Fig. 35 mit 2 bezeichneten) Fasern. Der Wille innervirt also keineswegs jeden einzelnen zur geordneten Bewegung nöthigen Muskel für sich, ja er kann dies nicht einmal.

Am schwierigsten verständlich ist die Hemmung der Reflexe vom Gehirn aus und durch die anderen oben angeführten Umstände. Zunächst ist es zweifelhaft, ob die Hemmung durch den Willen und durch die Setschenow'schen Hemmungscentra wirklich so verschiedene Vorgänge sind, als es nach den Versuchen scheint. Die Abtrennungs- und Reizversuche sind so roh, dass sie von den wirklichen Vorgängen nur eine höchst ungenaue Vorstellung geben. Möglicherweise sind auch die von den sogenannten Hemmungscentren ausgehenden Hemmungen im Grunde Unterdrückungen einzelner Reflexe, wie die durch den Willen, und nur ihr summarischer Wegfall oder ihre summarische Erregung durch unnatürliche Reizung bewirkt jene allgemeine und graduelle Erhöhung und Depression der Reflexthätigkeit. Ob der oben p. 277 erwähnte Shock nach Markdurchschneidungen auf Reizung von Hemmungsfasern oder sonstiger Schädigung herrührt, weiss man nicht.

Die nächstliegende Annahme zur Erklärung wäre die schon oben erwähnte reflexhemmender Fasern, welche in alle Niveau's der grauen Substanz eintreten (in Fig. 35 punctirt und mit 3 bezeichnet). Die Art ihrer Einwirkung auf die graue Substanz oder die Ganglienzellen bleibt aber unverständlich. Eine andere Annahme (Goltz u. A.) meint, dass jede reflectorische Wirkung eines Centralorgans durch gleichzeitige andere centripetale Einwirkungen vermindert werde, wegen grösserer Inanspruchnahme der vorräthigen Kräfte des Organs, welche bis zur Erschöpfung, d. h. zum Versagen des Reflexes gehen könne. Diese Vorstellung ist hergenommen von der reflexhemmenden Wirkung starker sensibler Reizungen (p. 281), und mittels derselben erklären manche die Reflexsteigerung nach Abtrennung der Lobi optici aus dem Wegfall der durch diese Organe vermittelten Einwirkungen des Opticus und andrer Sinnesnerven (vgl. p. 281) auf das Rückenmark. Neuerdings ist sogar der Versuch gemacht worden, die

Reflexhemmung ganz in Abrede zu stellen und auf Innervation antagonistischer Muskeln zurückzuführen (Schlösser).

Eine andre, noch nicht in Angriff genommene Frage ist die, wovon es abhängt, ob eine sensible Erregung zum Reflex führt, oder lediglich dem Gehirn zugeleitet wird; möglicherweise hängen beide Fragen innig zusammen.

Nach dem oben Gesagten enthält das Rückenmark die nächsten Centra für sämmtliche Organe des Rumpfes und der Extremitäten, und diese Centra sind theils zu reflectorischer, theils zu cerebraler Reizung bestimmt, lassen sich aber auch direct durch die p. 284 genannten Reize in Action setzen. Im Allgemeinen liegen dieselben im Niveau des Ursprungs der betreffenden Nerven oder etwas höher; so dass z. B. Bewegungs-, Gefässverengerungs-, Gefässerweiterungs- und Schweisssecretionscentra einer Extremität nahe an gleicher Stelle sich finden. Reizung des Rückenmarks setzt alle diese Thätigkeiten in Gang. Aus der speciellen Topographie der Niveaucentra kann angeführt werden, dass die Halsregion hauptsächlich für die Brustorgane, Athemmuskeln und obere Extremität bestimmt ist; an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark liegen Centra für den Halssympathicus, dessen Bewegungs-, Gefäss- und Secretionsfasern hauptsächlich zum Kopfe gehen (Centrum ciliospinale, Budge; vgl. auch unten beim Sympathicus); der Brusttheil scheint hauptsächlich ausser der Rippenmusculatur die Baucheingeweide motorisch und vasomotorisch zu beherrschen (Ursprung des Splanchnicus); der Lendentheil die unteren Extremitäten und die Beckenorgane. Für den Sphincter ani ist das Centrum beim Hunde am untern Drittel des 5. Lendenwirbels, beim Kaninchen zwischen 6. und 7. Lendenwirbel gefunden worden (Budge, Giannuzzi, Masius); für den Blasenverschluss unmittelbar darunter (Masius). Mit isolirtem Lendenmark können Hündinnen concipiren und gebären (Goltz).

Von grosser Wichtigkeit ist die Frage, ob diese Centra auch durch natürliche directe Reize, oder wie es gewöhnlich ausgedrückt wird, automatisch erregt werden können. In dieser Hinsicht ist nach Isolation des Rückenmarks (p. 277) festgestellt: allgemeine Convulsionen, Gefässkrampf, Schwitzen durch Dyspnoe (Aortenverschluss oder allgemeine Erstickung) und Hitze (Luchsinger). Ferner sind auch rhythmische Athembewegungen nach Abtrennung des Gehirns beobachtet, besonders unter Zuhülfenahme kleiner Dosen von Strychnin und namentlich bei Neugeborenen (P. Rokitansky,

v. Schroff jun., Langendorff & Nitschmann), eine wegen der automatischen Periodik besonders bemerkenswerthe Erscheinung. Am Lendenmark ist ferner eine automatische Gefässerregung durch die p. 67 erwähnte Wiederherstellung des mit der Abtrennung geschwundenen Gefässtonus der unteren Extremitäten nachgewiesen, da dieser Tonus nach Zerstörung des Lendenmarks wieder aufhört (Goltz).

Endlich gehört hierher auch die Frage des sogenannten Muskeltonus. Unter diesem Namen beschrieb man früher eine beständige schwache automatische vom Nervensystem abhängige Contraction sämmtlicher Muskeln, zunächst der animalischen. Alle gewöhnlich als Beweise für dieses Verhalten angeführten Erscheinungen sind indess auf andere Weise zu erklären, z. B. die Retraction durchschnittener oder tenotomirter Muskeln (sie tritt auch ein, nachdem vorher der Nerv durchschnitten ist, und beruht einfach auf der Ausspannung der Muskeln über ihre natürliche Länge, p. 183); ferner die Gesichtsverzerrung nach einseitiger Facialislähmung (erklärt sich ohne Annahme eines Muskeltonus aus dem Verkürzungsrückstand der Muskeln der gesunden Seite, p. 187, später auch Degeneration der gelähmten). Dass ferner ein wirklicher automatischer Muskeltonus nicht existirt, wird dadurch bewiesen, dass an einem aus Centralnervensystem, motorischem Nerven und gespanntem Muskel bestehenden Präparate der Muskel sich nicht im geringsten dadurch verlängert, dass man den Nerven durchschneidet (Auerbach, Heidenhain). Dagegen lässt sich unter gewissen Bedingungen für einzelne willkürliche Muskeln in der That eine unwillkürliche schwache Contraction darthun, die aber nicht automatischer, sondern reflectorischer Natur ist. Ein senkrecht aufgehängter Frosch, dessen Gehirn vom Rückenmark getrennt ist, zeigt nämlich, wenn die Nerven des einen Hinterbeins durchschnitten sind, ein schlafferes Herabhängen desselben im Vergleich mit dem unverletzten; dieselbe Erscheinung tritt auch ein, wenn statt des ganzen Plexus ischiadicus nur die hinteren Wurzeln desselben durchschnitten sind; dies beweist, dass die schwache Beugung des (unverletzten) Beins nicht automatischer sondern reflectorischer Natur ist, und dass die sensiblen Fasern des Beins den Reflex auslösen (Brondgeest). Diese Contraction ist jedoch weder allen Muskeln des Beines gemeinsam, noch ist ihr Vorhandensein für gewöhnliche Körperstellung nachgewiesen. Denn erstens nehmen nachweislich nur die Flexoren an der Contraction Theil; zweitens ist die ganze Erscheinung nur eine andere Form der bekannteren, dass ein hirnloser Frosch in allen Stellungen

die Beine anzuziehen strebt (p. 276); es ist nicht nachgewiesen, dass wenn das Anziehen der Beine erfolgt ist, die Contraction der Flexoren fortdauert wie im Hängen, wo die Beugung der Schwere wegen nur in geringem Grade dauernd eingehalten werden kann (Hermann). Das Brondgeest'sche Phänomen ist also nur ein durch die abnorme Lage dauerndes Auftreten eines in gewöhnlicher Lage nur vorübergehenden geordneten Reflexes, und der ursprünglich angenommene Muskeltonus nicht vorhanden.

Der p. 273 erwähnte Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen lässt sich auf das Brondgeest'sche Phänomen zurückführen (Steinmann & Cyon).

Als Ausgangspunct des Brondgeest'schen Reflexes wird die Haut angegeben (Cohnstein); jedoch giebt es wahrscheinlich noch andere Ausgangspuncte, z. B. die Sehnen, deren plötzliche Anspannung reflectorische Contractionen auslöst (Erb, Westphal). Wahrscheinlich steht die Haltung der Glieder unter beständiger reflectorischer Regulation seitens der beweglichen Theile selbst, und auch der Anstrengungsgrad könnte von diesen regulirt werden.

II. Das Gehirn und seine Nerven.

1. Die Gehirnnerven.

Die Physiologie der Hirnnerven ist schon grossentheils in anderen Capiteln erörtert, oder kommt bei den Sinnesorganen zur Sprache, so dass es sich hier nur um eine übersichtliche Zusammenstellung handelt. Es ist schon erwähnt (p. 271), dass die Hirnnerven nur zu einem kleinen Theil gemischte sind wie die Rückenmarksnerven; die gemischten entspringen zum Theil wie die Spinalnerven mit zwei Wurzeln, einer centripetalen mit einem Ganglion, und einer centrifugalen. Die rein motorischen besitzen eine recurrirende Sensibilität (p. 272), welche nach Durchschneidung des Trigeminus fast ganz wegfällt; der Rest rührt vom Vagus her. Für das Verständniss weiter unten vorkommender physiologischer Gegenstände ist es nützlich, bei jedem Nerven gleich hier auch seine anatomischen Beziehungen zu einzelnen Hirntheilen anzugeben.

1. *Olfactorius*, characterisirt sich anatomisch als der Riechnerv oder vielmehr als ein die Riechnerven abgebender, beim Menschen im Verhältniss zum Lobus olfactorius der Thiere sehr kleiner Hirnlappen. Bei jungen Thieren ist Durchschneidung ausführbar, wonach riechendes Fleisch nicht mehr erkannt wird, wenn es dem Blick entzogen ist (Biffi, Schiff). Constatirung der specifischen Energie durch electrische Reizung ist bisher nicht gelungen.

Die Markstränge des Tractus olfactorius communiciren mit verschiedenen Theilen der Grosshirnrinde, nach Einigen auch mit dem Streifenhügel.

2. *Opticus.* Ueber seine Functionen s. das folgende Capitel. Seine Durchschneidung macht Blindheit und Pupillenerweiterung und setzt ferner den Gaswechsel herab (vgl. p. 159). Seine Reizung macht nie Schmerz, sondern nur Lichtempfindung.

Der Tractus opticus entspringt theils vom äusseren Kniehöcker und dem Sehhügel, theils vom inneren Kniehöcker und dem vorderen Vierhügelganglion. Um die Pedunculi cerebri herumbiegend bilden die Tractus das Chiasma, in welchem nach den Einen eine halbe, nach Andern eine totale Kreuzung stattfindet (vgl. beim Sehorgan, Cap. XII.).

3. *Oculomotorius*, ferner

4. *Trochlearis*, und

6. *Abducens*, die motorischen Nerven der äusseren und inneren Augapfelmuskeln, ersterer auch für den Levator palpebrae superioris, werden beim Sehorgan besprochen; die Fasern für die inneren Augenmuskeln verlaufen vom Oculomotorius durch das Ganglion ciliare und die Nervi ciliares, welche auch die sympathischen Fasern für den Augapfel enthalten. Der Abducens bezieht durch seine Anastomose mit dem Sympathicus auch aus der Regio ciliospinalis des Rückenmarks (p. 286) Fasern.

Oculomotorius und Trochlearis entspringen in der Nähe des Aquaeductus Sylvii aus einem gemeinsamen grauen Kerne, welcher sowohl mit dem vorderen Vierhügelganglion als durch den Pedunculus mit dem Linsenkern communicirt. Während der Oculomotorius, den Pedunculus durchbohrend, an dessen unterer Fläche dicht an der Brücke austritt, geht der Trochlearis nach oben, durchbohrt das Dach des Aquaeductus, sich dabei kreuzend, und schlingt sich, ähnlich dem Tractus opticus, um den Pedunculus herum nach unten. Nach Reizversuchen (Exner) soll aber diese äussere Kreuzung, welche fast ohne Analogie ist, nur scheinbar sein.

Die Fasern des Abducens stammen aus einem grosszelligen Kern in der Tiefe des vorderen Theils des Bodens der Rautengrube; die weiteren Verbindungen dieses Kerns, der auch an den Facialis Fasern abgiebt, sind unbekannt.

5. *Trigeminus*, ein gemischter Nerv, der mit zwei Wurzeln, einer sensiblen (Portio major) und einer motorischen (P. minor), nach Art der Rückenmarksnerven entspringt, und bald wieder in motorische und sensible Aeste zerfällt. Die sensible Wurzel enthält ähnlich den Rückenmarksnerven ein Ganglion, das G. Gasseri.

Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf und eine sehr grosse Zahl von Reflexen. Die nicht vom Trigeminus innervirten Kopfgebiete sind die vom Vagus und Glosso-

[illegible] Theile des Pharynx, Gaumens und der Zungen- [illegible] Paukenhöhle und ein Theil des äusseren [illegible] der Ohrmuschel, die vom R. auricularis vagi innervirt [illegible] Theil des Hinterhaupts, welcher von Cervical- [illegible] Rückenmarks versorgt wird. Ein Theil der Trigeminus- [illegible] den Geschmacksnerven zu gehören (s. Cap. XII.). — [illegible] Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, [illegible] und beide Pterygoidei), den Tensor tympani [illegible]: über die Beziehung zur Iris s. Cap. XII.; [illegible] verlaufen in ihm vasomotorische Fasern für Conjunctiva [illegible] sympathischen Ursprungs). — Ferner enthält [illegible] Fasern für die Schweissdrüsen des Gesichts (Luch- [illegible] die Thränendrüse (p. 123) und die Speicheldrüsen. Näheres [illegible] Ursprung und Verlauf der Speichelnerven, welche vom Glosso- [illegible] und Facialis stammen, s. p. 99. — Ueber die angeblichen [illegible] Fasern vgl. p. 270, über das Motorischwerden des sen- [illegible] p. 263. Die Durchschneidung des Trigeminus kann [illegible] ohne erhebliche andere Verletzungen des Thieres [illegible] (Magendie).

[illegible] Wurzel des Trigeminus entspringt aus dem moto- [illegible] kern mit multipolaren Ganglienzellen. Die grosse sen- [illegible] Wurzel hat sehr mannigfache Ursprünge: a) in der Ebene des Austritt des [illegible] liegt der sog. sensible Trigeminuskern, ein Ana- [illegible] der grauen Substanz, mit kleinen Ganglienzellen; von hier [illegible] Theil der Fasern: b) die sog. aufsteigende Wurzel kommt aus [illegible] des Rückenmarks von weit unten, mindestens bis in die Mitte [illegible] Fasern stammen aus der grauen Substanz des Hinterhorns und [illegible] weissen Hinterstrang; c) absteigende Wurzeln, und zwar eine [illegible] zur Seite des Aquaeductus Sylvii liegenden blasigzelligen Tri- [illegible] Faserbündel von halbmondförmigem Querschnitt wird neuerdings [illegible] Wurzel betrachtet, Merkel), eine mittlere aus der Subst. ferru- [illegible] dem Locus coeruleus im obern Theil der Rautengrube liegt, diese [illegible] endlich eine innere, höchstwahrscheinlich aus dem Hirn- [illegible] d) Fasern aus dem Kleinhirn, im Bindearm verlaufend.

7. *Facialis*, ein wahrscheinlich rein centrifugaler Nerv, da die [illegible] Geschmacksfunction vielleicht nur beigemischten Fasern zukommt (vgl. Cap. XII.). Seine recurrirende Sensibilität rührt nicht bloss vom Trigeminus, sondern auch vom Vagus her.

Die motorischen Fasern versorgen vor Allem die Gesichtsmuskeln (Orbicularis palpebrarum und oris, Zygomatici, Levator alae nasi, Corrugator supercilii, Platysma, äussere Ohrmuskeln, etc.), so

dass er der mimische Nerv ist. Seine Lähmung macht das Lachen, Pfeifen, Lidschluss u. s. w. unmöglich; halbseitige Lähmung verzerrt das Gesicht nach der gesunden Seite (vgl. p. 287); Ausreissen aus dem Foramen stylomastoideum bei jungen Thieren zieht eine Verkrümmung des Schädels nach der verletzten Seite nach sich (Brown-Séquard, Schauta), welche noch nicht erklärt ist. Ausserdem enthält der Nerv motorische Fasern für einige Gaumenmuskeln (besonders Levator palati), den Stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus, endlich für den Stapedius (diesen wird die zuweilen bei Facialislähmungen beobachtete Hyperästhesie des Hörapparates zugeschrieben). — Die Chorda tympani führt secretorische Fasern für die unteren Speicheldrüsen (p. 99) und gefässerweiternde für dieselben und den vorderen Zungentheil.

Der Facialis entspringt aus einem dem Abducenskern ähnlichen, etwas weiter unten gelegenen Kern, mit einer Anzahl Fasern auch aus dem Abducenskern; ein anderer, absteigender Faserantheil stammt aus dem Linsenkern, und zwar aus dem der anderen Seite. Die Verbindungen des Facialiskerns sind unbekannt.

8. *Acusticus*; über seine Function s. das Gehörorgan.

Der Acusticus bezieht seine Fasern hauptsächlich aus drei unter einander zusammenhängenden Kernen, welche im Niveau des breitesten (mittleren) Theils der Rautengrube zwischen den Corpora restiformia und vor denselben liegen. Sowohl aus diesen Kernen als direct aus dem Acusticusstamme lassen sich viele Fasern in die Pedunculi cerebelli und das Kleinhirn verfolgen, ja andere Verbindungen sind bisher nicht sicher bekannt; ein Theil der Fasern kreuzt sich zwischen Kern und Austritt.

9. *Glossopharyngeus*, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den Levator palati mollis, Azygos uvulae, Constrictor faucium medius und Stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel; für letztere wirkt er auch gefässerweiternd.

10. und 11. *Vagus* und *Accessorius Willisii* bilden zusammen einen gemischten Nerven. Der äussere Ast des Accessorius ist rein motorisch und versorgt den Sternocleidomastoideus und Cucullaris, der innere, mit dem Vagus sich vereinigende bildet die centrifugale Wurzel des Vago-Accessorius, während der Vagus selbst die centripetale Wurzel darstellt (Bischoff, Longet u. A.). Ausziehen des Accessorius aus dem Gehirn lähmt sämmtliche centrifugale Wirkungen des Vagus.

Die meist schon besprochenen Wirkungen des Vagus erstrecken sich auf sehr zahlreiche Organe, und sind hier kurz zusammengestellt.

a. Circulationsapparat: Hemmungs- und nach Einigen auch Beschleunigungsfasern für das Herz; angegeben werden auch vasomotorische Fasern für die Bauchgefässe (Rossbach & Quellhorst) und für die Lungengefässe (Genzmer, Zander, bestritten von O. Frey u. A.), und gefässerweiternde Fasern für die Nieren (Bernard). Auch eine trophische Wirkung auf das Herz (fettige Entartung nach Durchschneidung, Eichhorst) wird behauptet, von Andern aber auf die Inanition wegen der Schlucklähmung zurückgeführt (Knoll). Auch die sensiblen Fasern des Herzens werden dem Vagus zugeschrieben. Regulatorische (pressorische und depressorische) Fasern für das Gefässcentrum und das Herzhemmungscentrum.

b. Athmungsapparat: Motorische Fasern für den Kehlkopf im Recurrens und für den Cricothyreoideus im Laryngeus superior, ferner für die Bronchialmuskeln. Sensible Fasern für Kehlkopf, Luftröhre, Lungen. Diese Fasern haben zugleich die bei der Athmung erörterte regulatorische Wirkung auf das Athmungscentrum. Die Lähmung der Kehlkopfinnervation in Verbindung mit der Schlucklähmung ist die Ursache der Lungenentzündung nach Durchschneidung beider Vagi.

c. Verdauungsapparat und Baucheingeweide: Motorische Fasern für den Schluckapparat (zum Theil im Recurrens) und den Magen, nach Einigen auch für den Darm und Uterus. Hemmungsfasern für die erstgenannten Apparate. Secretorische Fasern (zweifelhaft) für Magen und Nieren. Sensible Fasern für Schlundkopf, Schlund und Magen. Reflectorische Fasern (wahrscheinlich mit den vorigen identisch) für die Speichelsecretion; ferner reflectorisch hemmende Fasern für die Pancreassecretion, und die angeblich zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden. Zu erwähnen ist, dass sowohl Durchschneidung als centrale Reizung der Vagi zuweilen Erbrechen macht.

Die Erregbarkeit der einzelnen Vagusfasern, oder wohl richtiger ihrer Endorgane, ist verschieden; bei Reizung des peripherischen Endes tritt die Contraction der Kehlkopfmuskeln schon bei schwächerer Erregung ein, als die verlangsamende Wirkung auf das Herz (Rutherford): bei Reizung des centralen Endes ermüden die athmungsbeschleunigenden Fasern schneller als die verlangsamenden (Burkart). Die Hemmungsfasern sind zuweilen sehr ungleich auf beide Vagi vertheilt (p. 63).

Glossopharyngeus und Vagus entspringen aus zum Theil gemeinsamen Kernen

in der unteren Hälfte der Rautengrube und in der Tiefe des verlängerten Marks in der Nähe der Olive (die dem Vaguskern entsprechende Stelle am Boden der Rautengrube heisst Ala cinerea); weitere Verbindungen dieser Kerne sind unbekannt.

Der Accessorius entspringt zum Theil von den beiden vorgenannten Kernen, zum Theil von einem langgestreckten, bis zum 5. Halswirbel herabreichenden, der äusseren Seite des Vorderhorns anliegenden Kern, von welchem die Fasern direct in mehreren Strängen zwischen den vorderen und hinteren Cervicalwurzeln austreten.

12. *Hypoglossus*, der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln, also auch für die Sprache; ferner versorgt er die zum Zungenbein gehenden Muskeln. Durch seinen Ramus descendens empfängt er auch sensible Fasern aus dem 1. Cervicalnerven (Ansa hypoglossi), so dass die Zunge auch nach Durchschneidung des Trigeminus noch einen Rest von Empfindlichkeit behält.

Der Hypoglossus entspringt grösstentheils aus zwei in der Tiefe der Medulla oblongata liegenden grosszelligen Kernen, im Niveau des untersten Theils der Rautengrube; ein Theil der Fasern scheint ohne die Kerne zu berühren höher im Hirn zu entspringen; auch Verbindungen zur Olive sind behauptet.

2. Das verlängerte Mark.

Lässt man bei einem Thiere das verlängerte Mark noch in Verbindung mit dem Rückenmark, trennt es aber vom übrigen Gehirn ab, so zeigen sich eine Reihe von Functionen, welche über die rein spinalen hinausgehen. Theils sind dies neue Functionen der vom Rückenmark abhängigen Theile, theils Functionen der hinteren Hirnnerven, welche im verlängerten Mark ihr nächstes Centrum haben.

Von den ersteren ist vor Allem die selbstständige rhythmische Athembewegung zu nennen, d. h. eine Wirkung auf gewisse für gewöhnlich nicht automatisch agirende Bezirke des Rückenmarksgraus (vgl. p. 286). Verletzung einer beschränkten Stelle am Boden des vierten Ventrikels, dicht am Calamus scriptorius, zu beiden Seiten der Mittellinie hebt die Athmung sofort auf, und zwar nur auf der entsprechenden Seite des Thorax, wenn die Verletzung einseitig erfolgt (Flourens u. A.). Ein medianer Schnitt ist ohne störende Wirkung (Longet), macht aber beide Hälfte insofern von einander unabhängig als nunmehr Durchschneidung und Reizung eines Vagus nur auf die gleichseitige Brusthälfte die p. 92 erörterten Wirkungen hat (Langendorff). Die Behauptung neuerer Autoren (Gierke, Langendorff), dass ein eigentliches Athmungscentrum an der bezeichneten Stelle nicht existire, sondern nur in den hier durchtretenden vom Vagus- und Tri-

geminuskern kommenden und zum Rückenmark gehenden Fasermassen bestehe, bedarf erst weiterer Prüfung.

Das Athmungscentrum ist als ein hervorragender Ursprung rhythmischer Automatie (vgl. p. 286) neben den intracardialen Herzcentren Gegenstand vielfacher Untersuchungen geworden. Festgestellt ist im Wesentlichen der innere Reiz, der die Erregung bewirkt, nämlich ein gewisser Grad von dyspnoischem Zustand des Gewebes (vgl. p. 89 f.), und ferner die Hauptbedingung der Erregbarkeit, nämlich genügende Sauerstoffzufuhr. Um die Rhythmik zu erklären, hat man einen Widerstand angenommen, welcher die Kräfte des Centrums jedesmal erst bis zu einem gewissen Betrage anwachsen lässt, ehe er überwunden wird und eine Entladung erfolgt (Rosenthal), etwa wie ein durch Wasser ausströmendes Gas wegen des Widerstandes, welchen die Cohäsion leistet, rhythmisch in einzelnen Blasen entweicht. Der Einfluss der regulatorischen Nerven würde dann als Verminderung oder Erhöhung dieses Widerstandes aufgefasst werden können, da festgestellt ist, dass Durchschneidung und mässige Reizung der Vagi den Gesammtbetrag der Athmungsarbeit nicht ändert, sondern nur anders auf die einzelnen Athmungen vertheilt (Rosenthal, Voit & Rauber). Jedoch darf dies keineswegs auf alle Fälle rhythmischer Automatie ausgedehnt werden; denn die Herzarbeit wird durch Vagusreizung auch in ihrem Gesammtbetrage verändert (Ludwig & Coats).

Die Abwechselung zwischen Ein- und Ausathmung nöthigt, da die p. 92 angeführten Erscheinungen der Selbststeuerung aus dem daselbst hervorgehobenen Grunde nicht zur Erklärung ausreichen, zu der Annahme zweier antagonistischer und abwechselnd agirender Centra. Da ferner die inspirationshemmenden Nervenfasern zugleich active Exspirationen einleiten, so scheint es, als ob der Reiz abwechselnd auf beide Centra einwirkt, und Vermehrung des Widerstands in dem einen den Reiz mehr an das andere andringen lässt (Rosenthal). Diese Vorstellungen dürfen aber nur als ein vorläufiges Schema angesehen werden.

Bei Zunahme des dyspnoischen Reizes werden, wie in der Athmungslehre erörtert ist, immer mehr Muskeln in Anspruch genommen, zunächst die accessorischen Athemmuskeln, die maulaufsperrenden Muskeln, zuletzt aber alle Muskeln des Rumpfes und Kopfes. Obgleich auch am isolirten Rückenmark die Dyspnoe allgemeine Krämpfe macht, geschieht dies bei erhaltener Oblongata schon auf viel geringere Entwicklung des Reizes, so dass man annehmen muss, dass

das verlängerte Mark einen besonders erregbaren Angriffspunct für die gesammte Musculatur enthält. Man hat denselben als Krampfcentrum bezeichnet, und verlegt ihn in unmittelbare Nähe des Athmungscentrums, mit welchem er insofern grosse Analogie hat, als auch jenes einen erregbareren Angriffspunct für die Athmungscentra des Rückenmarks darstellt.

Für die Existenz jenes Centrums, welches alle Rückenmarksniveau's beherrscht und gleichsam zusammenfasst, sprechen nun noch weitere Thatsachen, namentlich die schon p. 278 angeführte, dass die Rückenmarksreflexe bei erhaltener Oblongata viel mannigfaltiger und weniger auf das Niveau beschränkt sind, als nach Abtrennung derselben, ferner die Erfolge directer, z. B. mechanischer Reizungen am Boden der Rautengrube beim Kaninchen (mehr nach vorn) und beim Frosche (hintere Hälfte), welche allgemeine Krämpfe auslösen (Nothnagel, Heubel). Der Kussmaul-Tenner'sche Versuch und die Verblutungskrämpfe beruhen auf dyspnoischer Reizung der Oblongata, wie schon p. 90, 91 erörtert ist. Auch für manche krampfmachende Gifte, wie Picrotoxin, Nicotin, Barytsalze, wird diese Stelle als Angriffspunct angesehen (Röber, Heubel, Böhm); da diese Gifte aber auch das isolirte Rückenmark erregen (Luchsinger), kann sie nur als der erregbarste und deshalb erste Angriffspunct angesehen werden.

Die Bezeichnung Krampfcentrum ist jedenfalls verfehlt, denn die physiologische Bedeutung dieses Centrums ist eher die eines umfassenderen Reflexcentrums, das man ebensowenig wie die graue Substanz des Rückenmarks nach dem Erfolge abnormer und nicht mehr localisirter directer Reizung als Krampfcentrum bezeichnen darf.

Die Wärme erregt das Athmungscentrum ebenfalls stark; sie macht die sog. Wärmedyspnoe, und schliesslich allgemeine Krämpfe, wiederum leichter als am isolirten Rückenmark. Der Versuch die Medulla oblongata durch Einlegen der Carotiden in sogenannte Heizröhren zu erwärmen (Fick & Goldstein) wird neuerdings in seiner Beweiskraft angezweifelt, und die Wärmedyspnoe von Erregung sensibler Nerven hergeleitet (Sihler). Bemerkenswerth ist, dass Hitze bei künstlicher Respiration die Apnoe verhindert (Ackermann); eine ähnliche Erregung des Athmungscentrums machen die Brechmittel (Hermann & Grimm, vgl. p. 132).

Ausser der selbstständigen Athmung geht mit Abtrennung des verlängerten Marks vom Rückenmark auch der Arterientonus, wenigstens für einige Zeit (p. 67, 287), verloren, während er umgekehrt auf Reizung des ersteren verstärkt wird. Das in Folge dessen in der Oblongata angenommene Gefässcentrum steht zu den spinalen Ge-

fässcentren genau in derselben Beziehung wie das Athmungs- und irrthümlich sog. Krampfcentrum zu den spinalen motorischen Centren. Beim Kaninchen beginnt es unten etwa 3 mm. oberhalb des Calamus scriptorius, seine obere Grenze, die sich weniger genau angeben lässt, entspricht dem oberen Theil der Rautengrube; das Centrum liegt bilateral ziemlich weit von der Mittellinie, in dem Theil des verlängerten Marks, der die Fortsetzung der spinalen Seitenstränge enthält; es enthält zum Theil grosse multipolare Ganglienzellen (Owsjannikow, Dittmar). Die Zuckerstichstelle wird, wie schon erwähnt (p. 149) auf dies Centrum zurückgeführt, und die daselbst angeführten Thatsachen zeigen, dass die Bezirke desselben für die einzelnen Organe, z. B. Leber und Niere, räumlich getrennt sind.

Die Analogie dieses Centrums mit dem Athmungscentrum erstreckt sich aber noch viel weiter; es wird wie dieses durch Dyspnoe erregt, und geht sogar auf der Höhe der Dyspnoe in den respiratorischen Rhythmus über, es wird ferner durch regulatorische Nerven, namentlich durch im Vagus verlaufende, beherrscht.

Als zweifelhafte zusammenfassende Centra des verlängerten Marks müssen noch angeführt werden: ein Centrum für die gefässerweiternden Nerven, und das p. 180 erwähnte hypothetische Centrum für Wärmeregulation.

Die bisher genannten Centra können also als Zusammenfassungen höherer Ordnung für sämmtliche Niveaucentra des Rückenmarks betrachtet werden, welche selber theils automatisch, theils reflectorisch in Thätigkeit treten, und auch künstlich erregbar sind.

Ausserdem enthält das verlängerte Mark die den spinalen völlig analogen Niveau- und Coordinationscentra für die von ihm selbst abgehenden hinteren Kopfnerven, also die Centra für das Kauen, Schlucken, Speichelsecretion, Stimmgeben, Husten, Niesen, Würgen, Erbrechen (vgl. jedoch p. 132), die herzhemmenden Vagusfasern, möglicherweise auch die Beschleunigungsfasern. Auch für diese gilt durchweg das beim Rückenmark Gesagte, z. B. die Erregbarkeit durch Dyspnoe und andre directe Reize (dyspnoische Pulsverlangsamung); ferner ist ein Zusammenhang der natürlichen Erregung des Herzhemmungscentrums (über dessen centripetale Beeinflussung s. p. 63) mit der des Athmungscentrums nachgewiesen; es zeigt sich nämlich im Beginn jeder Exspiration eine Pulsverlangsamung, welche von einer mit dem Ende der Inspiration zusammen-

fallenden Vaguserregung herrührt, deren Effect durch das Latenzstadium etwas hinausgeschoben ist (Donders, Pflüger).

Die zuletzt genannten Functionen des verlängerten Marks sind aus der Anatomie desselben ziemlich verständlich. Beim Uebergang des Rückenmarks in das verlängerte Mark bricht der Centralcanal im Calamus scriptorius nach hinten durch und bildet an der hinteren Oberfläche eine flache Grube, die Rautengrube. Die den Centralcanal umgebende graue Substanz des Rückenmarks begiebt sich gleichfalls zur hinteren Oberfläche und liegt nunmehr am Boden der Rautengrube, die bisherigen Hinterhörner nach aussen von der Fortsetzung der Vorderhörner. Weiter nach oben gehen sie in zerstreuter liegende graue Massen, die sog. Kerne (vgl. p. 289 f.) der hinteren Hirnnerven, über. Offenbar haben nun die graue Substanz am Boden der Rautengrube und die weiter nach vorn gelegenen Nervenkerne ganz ähnliche Functionen für die Hirnnerven, wie die Niveaucentra des Rückenmarkgraus für die Spinalnerven. Für die neu hinzukommenden zusammenfassenden Functionen ist noch kein besonderes anatomisches Substrat aufgefunden.

Ausserdem hat das verlängerte Mark, als einzige Verbindung zwischen Rückenmark und Gehirn, wichtige Leitungsfunctionen, welche aber besser im Zusammenhang weiter unten (sub 4. c) besprochen werden.

Bei halbseitigen Verletzungen des verlängerten Marks treten sehr oft abnorme Augen- und Kopfstellungen, ferner abnorme Augenbewegungen (Nystagmus) und abnorme Locomotionen, sog. Zwangsbewegungen ein, von welchen ebenfalls weiter unten gesprochen wird.

Hinsichtlich der speciellen Functionen einzelner Theile der Oblongata ist abgesehen von der grauen Substanz am Boden der Rautengrube und einigen die Leitung der weissen Stränge betreffenden Thatsachen Nichts bekannt. Namentlich ist von den hemisphärenartigen Gebilden der Oliven noch keine Function ermittelt.

3. Das Mittel- und Kleinhirn.

Die Functionen des Mittel- und Kleinhirns lassen sich nur sehr ungenau, und mehr auf Grund anatomischer Betrachtungen als auf Grund von Versuchen angeben. Unsre Versuchsmittel sind im Vergleich zu der Feinheit und Complicirtheit der Organe unverhältnissmässig grob, so dass man die Hirnversuche sehr treffend mit dem Zergliedern einer Taschenuhr durch Pistolenschüsse verglichen hat

(Ludwig). Schnitt, Stich, Reizmittel treffen die heterogensten, dicht zusammengedrängten Apparate, und man weiss nicht, auf welche der Erfolg zu beziehen ist; auch ist meist schwer zu entscheiden, ob letzterer auf Lähmung oder Reizung beruht. Als förderndstes Verfahren hat sich noch die stufenweise fortschreitende Exstirpation erwiesen, obwohl auch sie stets mit reizenden und lähmenden Fernewirkungen auf andere Organe verbunden ist, und daher nie ein ganz reines Experiment darstellt.

Der einfachste Versuch, um die allgemeine Bedeutung des Mittel- und Kleinhirns zu ermitteln, besteht in der Vergleichung des Verhaltens zweier Thiere, deren einem nur die Medulla oblongata in Verbindung mit dem Rückenmark belassen ist, während das andere noch Mittel- und Kleinhirn besitzt, indem nur das Grosshirn exstirpirt ist. Dieser Versuch lässt sich am besten beim Frosch anstellen, und lehrt (Goltz), dass das letztere Thier noch zu höchst complicirten Locomotionen befähigt ist, welche dem ersteren fehlen. Ein Frosch mit erhaltenem Mittel- und Kleinhirn wehrt sich z. B. beim Schiefstellen seiner Unterlage geschickt so lange wie möglich gegen das Herabgleiten, behauptet, wenn man ihn auf eine langsam rotirende Walze setzt, die Stellung obenauf, reagirt auf passive Rotationen mit Gegenbewegungen (s. unten), u. dgl. m.

Für Beziehungen zur Locomotion sprechen nun auch die Folgen einseitiger Verletzungen im Bereich des Kleinhirns, seiner Verbindungsstränge, der Brücke, Hirnschenkel, Sehhügel, Streifenhügel u. s. w., nämlich die Zwangsbewegungen; es sind dies zwangmässige Kreisbewegungen, bald in der Peripherie eines Kreises (Reitbahn- oder Manégebewegung), bald Rotation um die Axe des Thieres (Roll- oder Wälzbewegung). Eine seltnere Abart ist die Zeigerbewegung, ein Reitbahngang, bei welchem der Hinterkörper an der Fortbewegung nicht Theil nimmt. Die Richtung der Bewegung ist bald nach der verletzten, bald nach der entgegengesetzten Seite, je nach dem Orte der Verletzung.

Für die Erklärung der Zwangsbewegungen ist es sehr wichtig, dass ganz gleiche Bewegungen sich auch ohne Hirnverletzung hervorrufen lassen, und zwar als höchste Entwicklung des sogenannten Drehschwindels, der auch beim Menschen als Wirkung passiver Rotationen auftritt, bei Thieren aber experimentell viel weiter getrieben werden kann (Purkinje, Breuer, Tomaszewicz). Während der Rotation bleiben die Augäpfel immer etwas zurück, und rücken in

Zuckungen nach (Nystagmus); die Aussenwelt dreht sich scheinbar entgegengesetzt; wird nur die Unterlage eines Thieres in Drehung versetzt, so sucht dasselbe durch entgegengesetzte active Bewegung zurückzubleiben, welche zu krampfhafter Rotation ausarten kann. Unmittelbar nach Aufhören der Rotation entsteht beim Menschen die Täuschung, als ob die Aussenwelt sich drehte oder er selbst in entgegengesetzter Richtung als vorher in Rotation versetzt würde und er sucht sich gegen dieselbe durch Gegendrängen (in ursprünglicher Drehrichtung) festzuhalten; bei Thieren nach raschen und anhaltenden Rotationen artet letzteres in eine vollkommene Zwangsbewegung, Rollen in der früheren Drehrichtung, aus. Fällt die Axe der passiven Drehung nicht mit der Körperaxe zusammen (z. B. Carousseldrehung, Ueberkugelungsdrehung etc.), so ändert sich entsprechend auch die Axe der reactiven Drehung. Die Zwangsbewegung tritt also hier als Reaction auf Schwindelempfindung, resp. (da die Wegnahme des Seelenorgans nichts ändert) auf die sie hervorrufenden centripetalen Einwirkungen auf. Eine zweite Art, Schwindel und Zwangsbewegung hervorzurufen, ist die Durchleitung galvanischer Ströme quer durch den Kopf (Purkinje, Hitzig u. A.). Beim Menschen tritt hierbei scheinbare Drehung der Aussenwelt von der Anode, über oben, nach der Cathode ein, entsprechender Nystagmus (s. oben) und Gegendrängen (der Kopf wird nach der Anodenseite geneigt); bei starken Strömen am Thiere wird wiederum das Gegendrängen zur Zwangsbewegung (Wälzen von der Cathode, über oben, nach der Anode). Wird nach längerem Schluss geöffnet, so treten die entgegengesetzten Erscheinungen auf.

Die Zwangsbewegungen sind hiernach Erscheinungen von Reizung gewisser Vorrichtungen, sei es auf centripetalem Wege, z. B. durch Drehung, sei es direct durch Verletzung oder galvanische Durchströmung. Da im wirklichen Leben nichts Aehnliches vorkommt, so müssen sie als abnorme Reactionen in Folge abnormer, übertriebener Reize betrachtet werden. Es ist schwer, aus diesen unnatürlichen Erscheinungen einen Schluss auf die normalen Functionen jener Apparate zu ziehen. Am nächsten liegt es sich zu erinnern, dass die Gangbewegung unbewusst geschieht (sie ist daher auch bei Tauben, deren Grosshirn exstirpirt ist, noch möglich) und dass von dem in Gedanken versunkenen gehenden Menschen nicht allein verwickelte Wege in einer Stadt richtig zurückgelegt werden, sondern der Gehende auch unzähligen Hindernissen, begegnenden Menschen und Fuhrwerken, unbewusst

ausweicht, Straucheln über Unebenheiten des Bodens geschickt vermeidet, Treppen ersteigt u. s. w. Es müssen also ohne Zuthun der Seele arbeitende höchst verwickelte Apparate im Gehirn vorhanden sein, welche im Wesentlichen als reflectorische zu bezeichnen sind, da die Bewegungen durch Eindrücke aller Art, namentlich die Tasteindrücke der Sohlen, den Inhalt des Gesichtsfeldes, vielleicht auch Schall, auf das Feinste dirigirt werden. Jedem gegebenen Tast- oder Gesichtsbild werden bestimmte locomotorische Reactionen entsprechen müssen, und die Zwangsbewegungen beim Drehschwindel sind nur ein einzelner höchst ungewöhnlicher Fall derselben, welcher nun auch durch directe unsymmetrische Reizungen im Gebiete jener Apparate zu Stande kommen kann. Bei erhaltenem Bewusstsein werden die Thiere während der Zwangsbewegung vermuthlich auch die entsprechenden Schwindelempfindungen haben.

Fast zweifellos enthält das Mittelhirn auch analoge Apparate für andre complicirte Bewegungen ausser der Locomotion. Nachgewiesen ist dies bisher nur für die Augenbewegungen (s. unten), welche zugleich durch ihre Beziehung zur Raumorientirung (s. Cap. XII.) für die Locomotion eine massgebende Bedeutung haben, was auch durch die oben erwähnten nystagmischen Erscheinungen angedeutet wird. Aber man darf es ausserdem vermuthen für die mannigfachen Verrichtungen der Arme und Hände; hier kann das Experiment Nichts lehren, weil bei Thieren die vordere Extremität nur locomotorische Bedeutung hat. Aber da z. B. Beziehungen des Kleinhirns zum Flugvermögen der Vögel, also einer Action der vorderen Extremität, erwiesen ist, wird man beim Menschen auf Beziehungen zu den Händen schliessen dürfen. Auch an die Innervation der Kehlkopf- und Zungenbewegungen bei Stimme und Sprache, deren Erscheinungen ebenfalls bei Thieren ziemlich fehlen müssen, wird zu denken sein.

Wie die Medulla oblongata für die hinteren Hirnnerven, so enthält das Mittelhirn für die vorderen auch die directen Niveaucentra, z. B. für die Augennerven.

Gegenüber den ebenfalls schon zusammenfassenden Reflexapparaten der Medulla oblongata zeichnen sich die des Mittelhirns durch das Hinzukommen der Einwirkungen höherer Sinnesnerven aus, und diese stehen wie eben erwähnt zu vielen Leistungen des Mittelhirns in inniger Beziehung. Ferner sind an diesen Organen auch Hemmungswirkungen auf die Rückenmarksapparate nachgewiesen, und es ist ziemlich verständlich, dass der Apparat höherer Ordnung

über diejenigen niederer Ordnung nicht nur positiv, sondern auch negativ zu disponiren haben muss.

Speciellere Daten über die Wirkungen der einzelnen Theile des Mittel- und Kleinhirns existiren nur in geringer Zahl und Sicherheit. Die Vierhügel, welche einerseits mit dem Opticus, andrerseits mit dem Oculomotoriuskern communiciren, kennzeichnen sich anatomisch, und auch experimentell, als ein Hauptreflexheerd zwischen der Netzhaut und den inneren und äusseren Muskeln des Auges. Nach Zerstörung derselben hört die reflectorische Pupillenverengerung auf; bei Reizung verengt sich die Pupille der gegenüberliegenden, nach Andern beider Seiten (Flourens, Longet, Budge); nach neueren Angaben (Knoll) sollen diese Erfolge nur eintreten, wenn der Tractus opticus getroffen wird, die Vierhügel wären hiernach nicht Centra des Irisreflexes; wohl aber soll sich bei Reizung des vorderen Vierhügels die gleichseitige Pupille erweitern, so lange der Halssympathicus erhalten ist, also das Centrum ciliospinale erregt werden. Reizung des vorderen Vierhügels bewirkt ferner Drehung beider Augäpfel nach der entgegengesetzten Seite (Adamük). An dem ebenfalls mit dem Opticus communicirenden Sehhügel lässt sich ohne die gröbsten Verletzungen anderer Hirntheile nicht experimentiren. Da seine Verletzung Zwangsbewegungen macht, so vermuthet man, dass er den Einfluss des Sehorgans auf die coordinirten Locomotionen vermittle (s. oben). Tauben, denen das Grosshirn mit Schonung der Sehhügel exstirpirt ist, folgen einem im Kreis bewegten Lichte mit dem Kopfe (Longet). Die innige Verbindung des Sehhügels mit der Grosshirnrinde deutet ausserdem auf Functionen für die bewussten Sehwahrnehmungen hin. — Vom Streifenhügel und Linsenkern sind fast nur anatomische Data bekannt. Diese Organe, welche ebenso wie die zu ihnen führenden Fasermassen der Basis pedunculi, in ihrer Entwicklung in der Thierreihe mit der der Grosshirnrinde gleichen Schritt halten, spielen wahrscheinlich bei der Vermittelung bewusster Empfindungen und Bewegungen eine Rolle, die aber vollständig unbekannt ist. Verletzung des Linsenkerns macht stets Hemiplegie. Auf Verletzungen des Streifenhügels ist eine Art krampfhafter Fluchtbestrebung beobachtet worden (Nothnagel). — Über die physiologische Stellung und Function der zahlreichen grauen Einlagerungen der Brücke ist nicht das Mindeste bekannt. — Hier mag auch erwähnt werden, dass der Hirnanhang und die Zirbeldrüse keine nervösen Organe sind, und ihre Bedeutung unbekannt ist.

Dem Kleinhirn wurden früher ohne genügende Begründung psychische Functionen, z. B. der Geschlechtstrieb (Gall), zugeschrieben. Die pathologischen Thatsachen und die Resultate der Exstirpation sprechen am meisten dafür, dass es ähnlich den oben besprochenen Theilen ein grosses coordinatorisches Centralorgan für geordnete Locomotion enthalte (Flourens, Longet, R. Wagner). Unbeholfenheit der Bewegungen, häufiges Fallen, bei Vögeln Unfähigkeit zu fliegen, sind die Folgen seiner Erkrankung oder Wegnahme. Der Zusammenhang des Kleinhirns mit sämmtlichen Rückenmarkssträngen, ferner mit den Grosshirnganglien und der Grosshirnrinde, machen diese Function ebenfalls einigermassen plausibel; Manche nehmen, wegen der anatomischen Beziehungen des Acusticus zum Kleinhirn an, dass dieser Nerv hier eine analoge Rolle spiele, wie der Opticus für die Coordinationsapparate des Mittelhirns; besonders wegen angeblicher Beziehungen des Acusticus zu den Bewegungsempfindungen (Cap. XII.) hält man dies für wahrscheinlich. Taubheit ist bei Fehlen des Kleinhirns nicht vorhanden. Bei einseitigen Kleinhirnerkrankungen scheinen die Bewegungsstörungen hauptsächlich die entgegengesetzte Körperhälfte zu betreffen. Reizungen des Kleinhirns bewirken nach den meisten Autoren weder Bewegungen noch anscheinend Schmerzen; jedoch werden von Anderen Bewegungen verschiedener Art als Wirkung der Reizung angegeben.

Ueber die Leitung im Mittelhirn, welches die Verbindung zwischen Grosshirn und Medulla oblongata herstellt, s. unten sub 4. c.

4. Das Grosshirn.

a. Allgemeine Bedeutung.

Das Grosshirn muss als das hauptsächliche oder ausschliessliche Organ der psychischen Thätigkeiten betrachtet werden. Die wesentlichsten Beweise hierfür sind folgende: 1. In der Thierreihe findet man eine um so stärkere Entwicklung des Grosshirns im Vergleich zur Körpermasse und zum Gesammthirn, je mehr sich die geistigen Fähigkeiten denen des Menschen nähern, und unter den Menschenrassen zeigen die geistig zurückstehenden ein weniger entwickeltes Grosshirn. Ueber den Grad der Entwicklung giebt das Gewicht Aufschluss und ausserdem die Zahl der Gyri, weil eine Vermehrung der letzteren die verhältnissmässige Grösse der Oberfläche und somit die Menge der allein in Betracht kommenden grauen Substanz vermehrt. 2. Bei angeborener Kleinheit (Microcephalie), Wachs-

thumshemmung (Cretinismus), Entartung der Grosshirnhemisphären (Hydrocephalus etc.) findet sich eine entsprechende Verminderung der höheren Seelenthätigkeiten (Blödsinn). 3. Verletzungen, Compressionen, Erkrankungen des Grosshirns sind fast immer mit Bewusstlosigkeit, Benommenheit, Schlafsucht oder psychischer Aufregung verbunden. 4. Abtragung der Grosshirnhemisphären (am besten bei Vögeln gelingend) bringt einen schlafähnlichen Zustand hervor, in welchem alle willkürlichen Bewegungen fehlen. Jedoch bestehen noch Reactionen gegen Sinneseindrücke; nur sind dieselben von einer vorauszuberechnenden Regelmässigkeit. Bei schichtweiser Abtragung soll eine allmähliche Abnahme aller Seelenfunctionen eintreten (Flourens).

Man behauptet ausserdem, dass den verschiedenen Graden geistiger Begabung beim Menschen verschiedene Grösse, Ausbildung und Gewicht des Grosshirns zu Grunde liege, indessen weichen die Resultate der Wägungen häufig hiervon ab. Abhängig von der Ausbildung des Grosshirns ist die Höhe, Breite und Vorwölbung der Stirn; ein Maass für die letztere bietet der Gesichtswinkel, gebildet von einer durch den hervorragendsten Punct der Stirn und die Oberkieferfuge, und einer anderen durch die Schädelbasis gezogenen Linie. Je spitzer dieser Winkel, um so thierähnlicher ist das menschliche Gesicht. — An den Thierhirnen lässt sich die relative Entwicklung der Grosshirnhemisphären am besten durch Vergleichung mit den Vierhügeln ermessen, deren Grösse von der psychischen Entwicklung vollkommen unabhängig ist. — Unter den Säugethierhirnen zeichnen sich die der Monotremen und Marsupialien durch Fehlen des Balkens aus: von den Furchen ist die Fossa Sylvii, welche seitlich und unten den Schläfenlappen vom Stirnlappen trennt, die constanteste; bei vielen Säugethieren (Mus, Talpa, Sorex, Chiropteren) ist sie die einzige; andere (Lepus, Cavia, Castor etc.) zeigen ausserdem einige longitudinale Furchen und Gyri an der Convexität. Auf einer höheren Stufe (Canis) wird die Fossa Sylvii von drei concentrischen Furchen umzogen und dadurch vier Urwindungen (vgl. unten Fig. 37) gebildet: zugleich tritt am Vorderhirn eine quere Furche auf, die von der oberen Längsspalte ausgeht (Fossa Rolandi oder Sulcus cruciatus, s. d. Fig.) und von der vierten Urwindung umbogen wird. Bei vielen anderen windungsreicheren Säugethierhirnen sind die Urwindungen schwerer zu erkennen. Auf die complicirten Windungen des menschlichen Gehirns und ihre Benennung kann hier nicht eingegangen werden.

b. Die Localisirung der Grosshirnfunctionen.

Einen einzelnen Punct des Grosshirns als Sitz des Bewusstseins anzunehmen ist unmöglich, weil man so ziemlich für jeden Theil Fälle kennt, in welchen derselbe zerstört war oder fehlte, ohne dass das Bewusstsein dauernd mangelte. Locale Hirnläsionen bewirken jedoch immer nur Trennung bestimmter Körperregionen von dem Zusammenhang mit der Seele, während das Bewusstsein selbst nach Zerstörung einer

ganzen Hemisphäre noch bestehen kann. Leider besitzt man für den Menschen keine sicheren Erfahrungen darüber, ob nach solchen Zerstörungen ein Theil der Erinnerungsbilder ausgelöscht ist, und welcher Zusammenhang zwischen dem Ort der Zerstörung und der Schädigung der Erinnerung eventuell besteht.

Die einzige, noch sehr dunkle Thatsache dieser Art ist die Aphasie, d. h. ein Verlust der Erinnerung an einzelne Worte, welcher das Sprechen behindert; dieser Zustand tritt auf bei pathologischen Veränderungen in einer bestimmten Gegend des Vorderhirns, nämlich der Insel (dem in der Tiefe der Fossa Sylvii gelegenen Rindentheil, zu welchem man gelangt wenn man den zwischen beide Aeste der Fossa herabragenden sog. Klappdeckel in die Höhe hebt), und der zwischen ihr und dem Linsenkern liegenden grauen Platte, der Vormauer.

Die meisten Fälle der Aphasie betreffen Läsionen der linken Hemisphäre (mit rechtsseitiger Rumpflähmung combinirt). Man hat daraus, mit Widerstreben, geschlossen dass das sog. Sprachcentrum unsymmetrisch, unilateral sei; indess kommen auch Fälle von Aphasie mit rechtsseitiger Läsion vor (Bouillaud), und die grössere Häufigkeit der anderen wird auf circulatorische Verhältnisse bezogen. Auch ist vermuthet worden, dass von den beiden symmetrischen Sprachcentren für gewöhnlich nur das linke zu voller Ausbildung erzogen sei, etwa wie von beiden Händen nur die rechte; und man hat dies sogar mit dem rechtshändigen Schreiben in Verbindung bringen wollen (Bouillaud).

Der bei weitem häufigste Fall localisirter Störungen ist der einer Blutung in die Substanz einer Grosshirnhemisphäre (Schlagfluss, Apoplexie). Nach vorübergehender Bewusstlosigkeit bleibt eine auf die der verletzten Hemisphäre gegenüberliegende Körperhälfte beschränkte Lähmung des Empfindungsvermögens und des Willenseinflusses zurück (Hemiplegie), welche sich weiterhin immer mehr auf einzelne Gebiete beschränkt, und schliesslich ganz verschwinden kann. Diese Erfahrung beweist, dass die Seele mit bestimmten Regionen des Körpers mittels bestimmter Fasern communicirt. Die nächste Frage ist nun, ob eine Gruppe solcher Fasern aus einem bestimmten Gebiete der Hirnrinde entspringt oder aus sehr verschiedenen, ja aus allen Theilen derselben.

In ein neues Stadium ist die vorliegende Frage getreten, als es gelang, experimentell durch Reizung bestimmter Puncte der Grosshirnrinde localisirte Erfolge am Körper zu erlangen (Fritsch & Hitzig, Ferrier), während früher allgemein Unerregbarkeit des Grosshirns für allgemeine Nervenreize behauptet worden war. Fast bei allen untersuchten Thieren gelingt es, durch electrische Reizung

bestimmter Puncte des Vorderhirns, bestimmte Muskelgruppen der gegenüberliegenden Körperhälfte zur Contraction zu bringen. Beim Hunde liegen die betr. Puncte in dem sog. Gyrus sigmoideus, einem sich um den Sulcus cruciatus herumbiegenden Theile der 4. Urwindung. Beim Affen und vermuthlich auch beim Menschen liegen sie am Scheitellappen. (Vgl. unten Fig. 36—39, wo auch die speciellere Lage der einzelnen Hitzig'schen Bezirke mit C—J angegeben ist.) Reizung weiter hinten gelegener Bezirke macht nie Bewegungen. Für die Deutung (s. unten) ist sehr wichtig, dass nur electrische, niemals mechanische oder chemische Reize wirksam sind, ferner dass die Reizversuche auch nach Exstirpation der betr. Rindenpartien noch gelingen, wenn die Electroden in die Tiefe versenkt werden (H. Braun, Hermann, Couty).

Uebermässige Reizstärken machen anhaltende epileptiforme Convulsionen des ganzen Körpers. Streitig ist, ob Narcotica und Apnoe die Reizerfolge aufheben, womit die Frage zusammenhängt, ob die letzteren als Reflexe anzusehen seien (Schiff). — An neugeborenen Thieren ist Reizung der Rinde erfolglos, während tiefere Reizung Bewegungen macht (Soltmann). Neuerdings sind auch circulatorische und intestinale Wirkungen von Reizungen und Exstirpationen an der Hirnrinde behauptet worden, besonders Pulsveränderungen (Schiff), Aenderungen der Gefässweite und Hauttemperatur (Eulenburg & Landois, Hitzig, von Andern bestritten), Bewegungen der Eingeweide (Bochefontaine), Secretionen (Lépine), Blutungen (Schiff, Albertoni) u. s. w. — Bei Reizung gewisser Rindenstellen sind auch Zwangsbewegungen beobachtet (Nothnagel).

Ein anderes Experimentirmittel dieses Gebietes sind die nach dem Gelingen der Reizversuche alsbald ausgeführten Exstirpationen und Eliminationen einzelner Rindentheile, durch Ausschneiden (Hitzig, H. Munk), ätzende Injectionen (Fournié u. A.), Wegspülen mit Wasser (Goltz). Die ersten solchen Versuche beschränkten sich auf die motorischen Bezirke des Vorderhirns und ergaben Störungen in der geschickten Benutzung des betr. Gliedes, welche auf Schädigung des Muskelsinns oder auch der Willensenergie bezogen wurden (Hitzig, Nothnagel). Später zeigten sich bei solchen Versuchen auch Sensibilitätsstörungen der Haut (Hermann & Borosnyai, Goltz), und nach ausgedehnteren Exstirpationen mangelhafte Perception der Gegenstände durch Gefühl und Gesichtssinn, verbunden mit Verminderung der Intelligenz (Goltz). Diesen Beobachtungen wurde endlich noch hinzugefügt, dass es besondere, mehr nach hinten gelegene Rindenbezirke sind, deren Exstirpation die höhere Sinnesperception schädigt, während Exstirpationen in den vorderen Partien

die Motilität und gleichzeitig die sensible Wahrnehmung derjenigen Glieder schädigt, in welchen Reizung der gleichen Bezirke Bewegungen hervorruft (H. Munk). Alle den Exstirpationen folgenden Störungen gehen allmählich wieder zurück, und können vollständig verschwinden, wenn die Läsion nicht zu umfangreich war.

Auf Grund dieser Versuche wird angenommen (H. Munk), dass die graue Hirnrinde regionenweise mit den einzelnen Abschnitten der sensiblen und motorischen Peripherie zusammenhängt, und zwar speciell der Hinterhauptslappen mit der Netzhaut, der Schläfenlappen mit der Acusticus-Ausbreitung. Weiter nach vorn liegen zunächst die Regionen für die sensiblen und motorischen Gebilde des Auges und Ohres, dann für die übrigen Kopfgebiete, für die Extremitäten, und am weitesten nach vorn für den Rumpf; die letztgenannten fallen mit den Hitzig'schen Reizbezirken zusammen.*) Fig. 36—39 verdeutlichen schematisch (nach H. Munk's Angaben) diese Topographie.

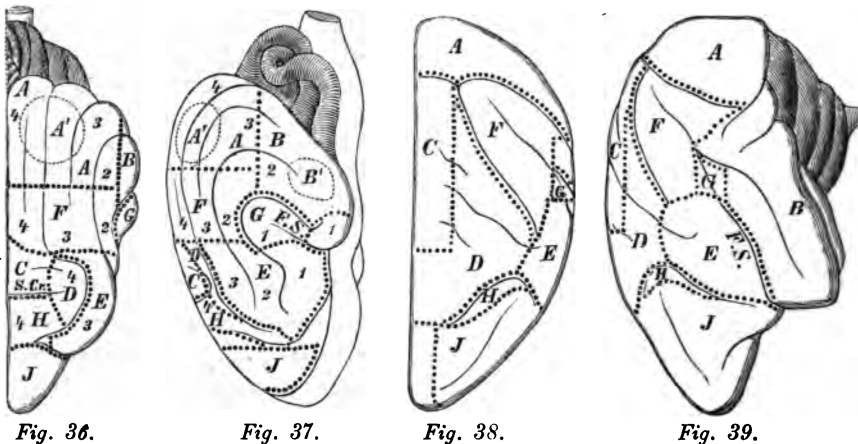


Fig. 36. *Fig. 37.* *Fig. 38.* *Fig. 39.*

Fig. 36 und 37 Hundegehirn; Fig. 38, 39 Affengehirn; Fig. 36, 38 linke Scheitelansicht; Fig. 37, 39 Seitenansicht von links. — F. S. Fossa Silvii. S. Cr. Sulcus cruciatus. CDH Gyrus sigmoideus. 1, 2, 3, 4 erste bis vierte Urwindung. — A Sehregion. B Hörregion. C Region für das Vorderbein, D für das Hinterbein, E für den Kopf, F für das Auge, G für das Ohr, H für den Nacken, J für den Rumpf.

Nach weiteren Mittheilungen scheint die Riechsphäre beim Hunde im Gyrus hippocampi zu liegen. Das Verhalten eines Thieres mit Defecten der Sehregion, resp. Hörregion soll so sein, dass ihm eine Anzahl optischer, resp. acustischer Er-

*) Der Ausdruck „psychomotorische Centra" für diese Bezirke ist, abgesehen von der Hypothese welche er einschliesst, namentlich deshalb zu verwerfen, weil er bedeutet „die Seele bewegende Centra"; ausserdem ist er eine Vox hybrida.

innerungsbilder verloren gegangen seien, so dass es Personen, Gegenstände, Rufe, die ihm früher wohlbekannt waren, nicht mehr kennt (H. Munk); die gleiche Beobachtung war schon früher nach umfassenderen Rindenläsionen gemacht worden (Goltz). Den stärksten Verlust an Erinnerungsbildern macht beim Hunde die Zerstörung der mit A', resp. B' bezeichneten Stellen, von denen erstere der Projection der Stelle des schärfsten Sehens entsprechen soll (H. Munk, s. unten). Während alle Exstirpationswirkungen nur die gegenüberliegende Körperhälfte betreffen, steht die Sehsphäre (beim Hunde) auch zu der gleichseitigen Netzhaut in Beziehung.

Unzweifelhaft scheint durch die erwähnten Versuche festgestellt, dass im Grosshirn die motorische und sensible Peripherie localisirte Vertretung findet, in einer den Oberflächenbezirken entsprechenden Vertheilung. Durchaus unsicher aber ist es, ob diese Vertheilung der grauen Rinde selbst angehört. Die Reizversuche beweisen hierfür Nichts, da nur electrische Reizung wirksam ist, und diese auch tiefere Gebilde treffen kann, zumal auch nach Entfernung der Rinde noch der Erfolg eintritt (p. 305). Aber auch die Rindenexstirpationen könnten bei der Zartheit des Organs tiefere Gebilde schädigen, wofür namentlich spricht, dass fast alle Exstirpationswirkungen vergänglich sind. Die Annahme, dass dies auf Wiederherstellung vorübergehend geschädigter Nachbartheile beruhe, ist wahrscheinlicher, als die, dass andere Theile die Function der verloren gegangenen vicariirend übernehmen. Grosse Vorsicht in den die Rinde selbst betreffenden Schlüssen ist namentlich deshalb geboten, weil es a priori nicht wahrscheinlich ist, dass im eigentlichen Seelenorgan noch eine so grobe räumliche Vertheilung nach Körperelementen vorhanden ist, da alle Vorstellungen und Begriffe verwickelte Ableitungen aus den unmittelbaren Wahrnehmungen sind, welche von der zufälligen Lage des Objects zur Sinnesfläche unabhängig sind. Am wenigsten begreiflich wäre es, wenn die Sehsphäre nichts Anderes wäre als eine Projection der Netzhautelemente nach deren räumlicher Anordnung (H. Munk). Die optischen Erinnerungsbilder sind gewonnen, während der Gegenstand sich Tausende von Malen, stets in andrer Projection und Lage, auf der Netzhaut abbildete, ihre Deposita im Seelenorgan können also, sollte man meinen, Nichts mit einer festliegenden Projection der Netzhaut in letzterem zu thun haben. Man ist in Gefahr sich auf Grund der gewonnenen Thatsachen eine voreilige und viel zu rohe Vorstellung von der Anordnung der Rindenelemente zu bilden, während die Versuche vielleicht nur über die aus sehr verschiedenen Rindenpuncten gesammelten, in die Markmasse übergehenden Faserstränge, welche nach Körper-

regionen geordnet sind, etwas aussagen. So werthvoll also die Ergebnisse für die Topographie der Grosshirnfunctionen nach der Fläche sind, so unsicher erscheinen sie zunächst bezüglich der Topographie nach der Tiefe.

Die frühere Topographie der Phrenologen, welche auf willkürlicher Abgrenzung der Seelenfunctionen nach „Trieben", und noch willkürlicherer Localisirung derselben beruht, bedarf keiner weiteren Erwähnung.

c. Die Leitung vom Rückenmark bis zur Grosshirnrinde.

Hinsichtlich des Verlaufes der Leitungsbahnen durch das verlängerte Mark, das Mittelhirn und weiter bis zum Grosshirn ist man fast ausschliesslich auf die anatomische Untersuchung angewiesen, welche aber wegen ungeheurer Schwierigkeiten unsicher ist. Eine sehr willkommene Ergänzung bietet die pathologisch-anatomische Untersuchung, da häufig der Zusammenhang von Faserzügen durch ihre Degeneration wegen Leitungsunterbrechung oder Erkrankung ernährender Centra erkennbar ist (vgl. p. 262), und das Studium der embryonalen Entwicklung, weil die einzelnen Fasersysteme zu verschiedenen Zeiten angelegt und ausgebildet werden (Flechsig). Physiologisch ist fast nur die schon erwähnte Thatsache der Kreuzung aller Verbindungen zwischen Grosshirnrinde und Peripherie, durch die p. 304 und 305 angeführten Thatsachen festgestellt.

Zum Verständniss der anatomischen Hauptresultate ist eine vorläufige Uebersicht nützlich. Betrachtet man als die Aufgabe aller nervösen Verbindungen die Projection der sensiblen und motorischen Körperoberfläche im Seelenorgan, so kann man folgendes Schema dieser Projection aufstellen (Meynert): Das Projectionssystem erster Ordnung, besser vielleicht als inneres zu bezeichnen, verbindet die Grosshirnrinde mit den grossen Hirnganglien (Stabkranzsysteme), das der zweiten Ordnung oder das mittlere (Pedunculi etc.) die Hirnganglien mit der grauen Substanz des Rückenmarks und den analogen Bestandtheilen des verlängerten Marks (centrales Röhrengrau, weil diese Substanz dem Centralcanal des Rückenmarks und dessen Fortsetzung — Calamus scriptorius, Boden des vierten Ventrikels, Aquaeductus Sylvii, dritter Ventrikel — anliegt); das Projectionssystem dritter Ordnung oder das äussere endlich bilden die peripherischen Nerven. Das zweite System ist weniger mächtig als das erste und dritte, es findet also an den Knotenpuncten

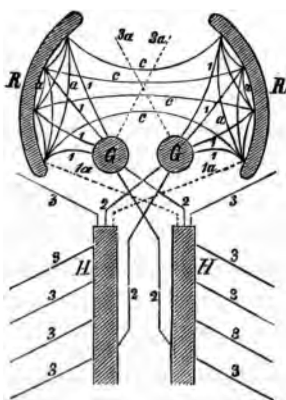


Fig. 40.

eine Reduction und dann wieder eine Vermehrung der Faserzahl statt. Im mittleren System nun findet die Kreuzung, und zwar wahrscheinlich sämmtlicher Fasern statt, d. h. dieselben überschreiten die Mittelebene, um sich zur anderen Körperhälfte zu begeben. — Dies Schema ist natürlich nicht vollkommen durchführbar; Abweichungen finden sich besonders bei den vorderen Hirnnerven, bei denen eine dem centralen Röhrengrau entsprechende Unterbrechung und somit die mittlere Projection zu fehlen scheint*); ferner wird das Dasein von Fasern behauptet (Broadbent), welche vom Rindengrau direct zum Höhlengrau gehen, also ein Beispiel vom Fehlen des mittleren Projectionssystems liefern würden. Das Kleinhirn bildet ein abseits gelegenes Centrum, welches mit allen übrigen communicirt und aus dem auch Nervenfasern des äusseren Systems entspringen (Theile des Trigeminus und Acusticus).

Das Schema Fig. 40 verdeutlicht die drei Projectionssysteme. R ist das Grau der Grosshirnrinde, G die Hirnganglien, H das centrale Höhlengrau, 1, 2, 3 die Fasern der drei Projectionssysteme, a Associations- und c Commissurenfasern (s. unten). Die punctirten Fasern stellen die erwähnten Abweichungen dar: 3a z. B. Opticusfasern, 1a die Broadbent'schen Verbindungsfasern.

Die weissen Rückenmarksstränge, welche die zum Gehirn gehenden Fasern führen, sind zunächst durch die Medulla oblongata hindurch zu verfolgen, deren weisse Substanz sie grösstentheils bilden. Von den weissen Hintersträngen des Rückenmarks begiebt sich der in den Funiculi graciles und cuneati enthaltene Theil durch die Pedunculi cerebelli in das Kleinhirn, der Rest durch die äusseren Bündel der Pyramiden und die Pedunculi cerebri in das Grosshirn (zum Theil direct zur Rinde des Hinterhauptlappens, s. oben), ein kleiner Fasertheil geht direct in den Trigeminus über, dessen spinale Wurzel bildend (p. 290). Die Vorder- und Seitenstränge verlaufen theils durch die Pyramiden und die Basis pedunculi zum Streifenhügel und Linsenkern (zum Theil vielleicht ebenfalls direct zur Hirnrinde), theils zu den Vierhügeln und durch die Haube zu den Sehhügeln, theils endlich durch die Corpora restiformia und die Pedunculi cerebelli zum Kleinhirn. — Die Kleinhirnhemisphären, welche hiernach durch die Pedunculi cerebelli mit sämmtlichen weissen Strängen des Rückenmarks communiciren, sind ausserdem durch die Crura cerebelli ad pontem mit der Brücke und dadurch unter einander, endlich durch die Crura cerebelli ad corpora quadrigemina (Bindearme), welche in Wirklichkeit nicht mit den grauen Massen der Vierhügel in Verbindung treten, mit der Grosshirnrinde verbunden. Das verlängerte Mark enthält ausserdem noch die hemi-

*) Manche nehmen bei den höheren Sinnesnerven die peripherischen Ganglienzellen als das dem Röhrengrau entsprechende Organ, betrachten also z. B. die Opticusfasern als mittleres, die Radialfasern der Netzhaut als äusseres Projectionssystem.

sphärenartigen Einlagerungen der Oliven, über deren Verbindungen nichts Sicheres ermittelt ist.

Die Kreuzung des mittleren Projectionssystems findet, wie p. 274 bemerkt, schon theilweise im Rückenmark selbst statt, ihr Haupttheil fällt aber in das verlängerte Mark. Hier finden Kreuzungen statt: erstens zwischen den Pyramiden, dieselben betreffen, nach dem Zusammenhange mit den Rückenmarkssträngen zu urtheilen, sowohl motorische als sensible Fasern (erstere kreuzen sich mehr unten); zweitens in dem die Medianebene der Med. obl. einnehmenden weissen Blatt, der sog. Raphe, wo besonders Kreuzungen der Verbindungsstränge zwischen den grauen Kernen der Hirnnerven und dem Kleinhirn, sowie der von den Kernen zu den Hirnstielen gehenden Fasern stattfinden. Ein drittes und letztes, sehr wenig bekanntes Kreuzungsgebiet liegt in der Varolsbrücke. In den Hirnstielen ist die Kreuzung vollendet. — Eine sehr bemerkenswerthe Ausnahme von dem allgemeinen Kreuzungsschema machen der Olfactorius, Opticus und Trochlearis. Der Olfactorius zeigt gar nichts der Kreuzung Analoges. Beim Opticus findet die Kreuzung ausserhalb des Gehirns, im Chiasma statt, und ist nach Einigen nur eine halbe (vgl. Cap. XII.). Auch der Trochlearis kreuzt sich nach der Angabe der Anatomen (vgl. jedoch p. 289), wenn auch innerhalb der Hirnsubstanz, so doch nach seinem Austritt aus dem Kern, also in der äusseren Projection; wenn also die Kreuzung in der mittleren Projection vollkommen ist, so müssten für den Trochlearis beide Kreuzungen sich aufheben.

Von den beiden Abtheilungen der Pedunculi cerebri, welche als Fuss (Basis oder Pedunculus im engeren Sinne) und als Haube (Tegmentum) bezeichnet werden, hält die erstere, welche mit Linsenkern und Streifenhügel in Verbindung steht, in der Thierreihe mit der Entwicklung der Grosshirnhemisphären gleichen Schritt, vermittelt also wahrscheinlich die bewussten Empfindungen und Bewegungen; die letztere dagegen, welche mit Seh- und Vierhügeln verbunden ist, scheint wesentlich die Reflexe vom Opticus auf den motorischen Apparat (p. 300) zu besorgen (Meynert). Durch die p. 308 erwähnten Mittel ist ein directer Zusammenhang zwischen Grosshirnrinde, den Ganglien des Hirnschenkelfusses, den Fuss selbst, die Pyramiden, die Vorder-Seitenstränge zum spinalen Röhrengrau und den vorderen Spinalwurzeln nachgewiesen (Flechsig).

Die schalenartig die Grosshirnhemisphären bedeckende graue Masse giebt folgende Fasersysteme ab, welche das Mark der Hemisphären

bilden: 1. unilaterale Verbindungen verschiedener Rindengebiete (sog. Associationssysteme), 2. bilaterale Verbindungen symmetrisch gelegener, vielleicht auch unsymmetrischer Rindengebiete (sog. Commissurenfasern, durch den Balken und die Commissura anterior verlaufend), 3. radiale Fasersysteme zu den oben genannten im Innern des Gehirns liegenden grauen Massen der Hirnganglien (sog. Stabkranzsysteme). Die dritte Gattung muss die Verbindungen des Seelenorgans mit der Aussenwelt vollständig enthalten, falls nicht noch eine vierte existirt (welche behauptet wird, s. oben), nämlich Fasern, die vom hinteren Theil der Rinde ununterbrochen durch den Pedunculus cerebri in die weisse Substanz des Rückenmarks gehen.

In der vorstehenden kurzen Darstellung mussten zahlreiche gut constatirte Einzelheiten unberücksichtigt bleiben. Zu einem befriedigenden physiologischen Ueberblick über die Leitung im Rückenmark und Gehirn ist die Wissenschaft noch nicht weit genug vorgeschritten.

d. Die physiologische Stellung der psychischen Functionen.

Das Wesen der psychischen Processe kann nur nach einer Richtung hin Gegenstand der Erörterung an dieser Stelle sein. Völlig undefinirbar ist nämlich, wie bereits in der Einleitung angeführt, der seelische Vorgang selbst, welcher auf unbegreifliche Weise mit der materiellen Thätigkeit der Seelenorgane verknüpft ist. Also nicht das Wesen der Vorstellung kann Gegenstand naturwissenschaftlicher Untersuchung sein, sondern nur die Frage, ob ihr ein actives Eingreifen in den materiellen Process zugeschrieben werden darf. Letzteres, d. h. die Erregung motorischer Apparate durch den Willen, würde ein Eingriff eines nicht physicalischen Processes in die den physicalischen Gesetzen folgenden materiellen Theilchen sein. Die meisten Naturforscher ziehen die Annahme vor, dass das, was man freien Willen nennt, nichts Anderes sei als das gesetzmässige Ergebniss früherer und augenblicklicher Empfindungen, und dass dieser logischen Verkettung entspreche eine streng mechanische Folge von centripetalen Nervenerregungen, centralen Leitungsprocessen und centrifugaler Erregung, also eine Art complicirten geordneten Reflexes, an den die Vorstellungen als materiell wirkungsloser, wegdenkbarer Vorgang gebunden seien. Diese Anschauung ist empirisch zulässig, da es nicht festgestellt ist, ob nicht genau dieselbe Verkettung centripetaler Eindrücke an zwei genau congruenten Organismen, von gleicher Vergangenheit, genau dieselbe Willensäusserung

hervorbringen würde. Das Unbefriedigende dieser Anschauung, die trotzdem die einzige naturwissenschaftlich zulässige ist, liegt nicht sowohl darin, dass sie das Wesen der Vorstellung unerklärt lässt, als vielmehr darin, dass sie dieselbe wirkungslos und gleichsam überflüssig erscheinen lässt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem psychischen Vorgange und dem geordneten Reflexe liegt anscheinend darin, dass für den letzteren nur die augenblicklich einwirkenden centripetalen Erregungen, für den psychischen Vorgang aber auch längst vergangene centripetale Erregungen von Einfluss sind. Den Seelenorganen müssen also Apparate zugeschrieben werden, in welchen die centripetalen Erregungen eine dauernde Veränderung hinterlassen (deren psychischer Ausdruck die Erinnerung ist). Welcher Art diese Veränderungen seien, dafür fehlt jeder Anhaltspunct zu Vermuthungen. Da indess auch die geordneten Reflexe unter der Einwirkung der centripetalen Eindrücke sich ändern (die Reaction eines verstümmelten Thieres wird allmählich den veränderten Umständen angepasst), so ist vielleicht jener Unterschied zwischen dem spinalen und dem psychischen Reflex nicht ganz durchgreifend, und man kann denjenigen, welche die geordneten Markreflexe als Wirkungen einer Rückenmarksseele auffassen (p. 275 f.), nur einwenden, dass eine solche Annahme gegenüber der einfacheren, mechanischen nicht nöthig ist und wir das Dasein von Vorstellungen überhaupt an keinem fremden Organismus constatiren können.

Es ergiebt sich hiernach folgendes Gesammtschema des Centralnervensystems. Ein erstes Centrum (centrales Röhrengrau), anscheinend ohne directen Connex mit den höheren Sinnesnerven, besorgt die einfachsten geordneten Reflexe, bei denen wesentlich Organe der erregten Körpergegend selbst betheiligt sind, wir haben diese einfachste Art geordneter Reflexe als Niveau-Reflexe bezeichnet. Eine zweite Gruppe von Centren höherer Art (verlängertes Mark, Hirnganglien, Kleinhirn?), mit allen Bezirken des ersten Centrums, ausserdem aber mit den höheren Sinnesnerven verbunden, und ferner auch mit Hemmungsfasern für das erste Centrum versehen, besorgt complicirtere Actionen und Reflexe, bei denen distante Theile des Körpers betheiligt sind, z. B. Reactionen der vorderen Extremität auf die hintere, der Extremitäten auf Gesichtseindrücke, Locomotionen die nach dem Gesichtsfelde dirigirt werden etc. Ein drittes Centrum höchster Art endlich (Grosshirnrinde), mit allen übrigen

verbunden, hat die Eigenschaft, durch gewisse centripetale Eindrücke auf längere Zeit oder auf immer so verändert zu werden, dass in ihm ungleich complicirtere Actionen zu Stande kommen können, indem zu den mannigfachen Combinationen der momentanen centripetalen Eindrücke auch noch zahllose Eindrücke der Vergangenheit auf die centrifugalen Erregungen bestimmend einwirken. Die Anzahl der möglichen Combinationen wird hierdurch so ungeheuer gross und unübersehbar, dass man Spielraum genug hat um alle Handlungen als Resultate centripetaler Beeinflussungen erklären zu können. Die Erregungen dieses höchsten Centrums sind nun mit Vorstellungen verbunden, und hier ist die Grenze der physiologischen Betrachtung. Sehr bemerkenswerth ist, dass für manche Reize, z. B. Dyspnoe, die Erregbarkeit der Centra mit ihrer Dignität zunimmt (vgl. z. B. p. 295).

Directe Verbindungen der Hirnrinde mit sensiblen oder motorischen Nervenfasern des äusseren Systems sind nach den oben dargestellten anatomischen Ermittelungen zweifelhaft und jedenfalls nur in einzelnen Gebieten vorhanden. Vielmehr scheint es, dass auch zu den bewussten Empfindungen und den willkürlichen Bewegungen dieselben Zwischenapparate benutzt werden, welche den Reflexen niederer und höherer Ordnung dienen. Da in diesen Apparaten motorische Nervencentra so verbunden sind, dass Muskeln in geordneter Weise bei den Reflexen zusammenwirken, so ist es möglich, dass diese Coordinationsapparate auch bei den willkürlichen geordneten Bewegungen vom Seelenorgan aus in toto zur Thätigkeit gebracht werden, und dadurch gleichsam der Seele Beschäftigung erspart wird. Dies wird um so wahrscheinlicher, als wir die einzelnen Muskeln meist garnicht isolirt willkürlich zu contrahiren vermögen. Vermuthlich ist das Seelenorgan nicht bloss mit incitirenden, sondern auch mit hemmenden Fasern für diese Centra versehen. Ob auch für die centripetalen Erregungen Zwischenapparate vorhanden sind, welche dieselben für das Seelenorgan umgestalten, ist zweifelhafter, und jedenfalls wären diese viel unverständlicher.

Neben den angeführten zweckmässigen Zusammenordnungen von Bewegungen giebt es auch solche, welche als Mängel oder Schwächen bezeichnet werden können; man nennt sie im Gegensatz zu den Coordinationen associirte Bewegungen oder Mitbewegungen (im engeren Sinne). Hierher gehört z. B. das Runzeln der Stirn bei einer starken körperlichen oder geistigen Anstrengung. Von den Bewegungsassociationen kann man sich durch den Willen jedesmal, und

durch häufige Wiederholung dieses Wollens, Uebung, dauernd frei machen (vgl. die Unabhängigkeit beider Hände von einander beim Clavierspieler).

Als Mitempfindung bezeichnet man Empfindungen im Bereiche anderer Fasern als objectiv erregt sind. Ein derartiger Fall ist die Irradiation, das Uebergreifen der scheinbaren Erregung auf die Nachbarschaft einer erregten Hautnervenfaser, durch die Verhältnisse der grauen Rückenmarkssubstanz (vgl. p. 283). In anderen Fällen erscheinen auch entfernte Fasern erregt, vermuthlich ebenfalls durch nahes Entspringen in der grauen Substanz; z. B. Kitzel im Kehlkopf bei Berührung des äusseren Gehörgangs nahe dem Trommelfell (beide werden von Vagusfasern versorgt). Auch die Irradiation lässt sich durch Uebung vermindern (Verkleinerung der Empfindungskreise bei Blinden, s. Cap. XII.).

e. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Functionen.

Bei der Bestimmung von Sterndurchgangszeiten nach dem Gehör (Pendelschläge) nahmen die Astronomen wahr, dass die Angaben zweier Beobachter um eine constante Zeitgrösse differiren (die sog. persönliche Gleichung). Diese erste Andeutung eines Zeitverbrauches bei nervösen und namentlich psychischen Processen ist durch zahlreiche neuere Untersuchungen weiter verfolgt worden (vgl. auch p. 252).

1. Im Bereiche blosser Empfindungen kann der Zeitverbrauch zwischen Reiz und Perception (die Perceptionszeit) nicht gemessen werden, da der Eintritt der Wahrnehmung nur durch Bewegung markirt werden kann. Doch wäre es schon von practischem Werthe, Differenzen der Perceptionszeiten, z. B. verschiedener Sinne, zu messen (sie kommt besonders bei der erwähnten astronomischen Zeitbestimmung nach Pendelschlägen in Betracht) und zwar dadurch, dass man zwei Sinnesreize so lange gegen einander verschiebt, bis sie für das Bewusstsein gleichzeitig erscheinen. Bei solchen Messungen zeigt sich aber, dass noch ein anderes Moment sich einmischt, nämlich dass auch nicht gleichzeitige, aber nahe zusammenfallende Empfindungen dem Bewusstsein als gleichzeitig erscheinen, so dass alle Schlüsse auch auf die blossen Unterschiede der Perceptionszeiten vereitelt werden.

Folgende Zusammenstellung (nach Exner) verdeutlicht das eben Gesagte:

Es erscheinen als gleichzeitig:	wenn ihre wahre Zeitdifferenz beträgt:
Zwei Geräusche (electrische Funken)	0,002 sec.
„ Tasteindrücke am Finger	0,0277 „
„ Lichteindrücke, Netzhautmitte	0,044 „
„ „ Netzhautperipherie . . .	0,049 „
Tast- und dann Lichteindruck	0,05 „

Licht und dann Schall	0,06	sec.
Zwei Geräusche, jedes in Einem Ohr	0,064	„
Licht und dann Tasteindruck	0,071	„
Licht und dann Schall	0,16	„

Zur Erkennung eines Objectes, z. B. eines geschriebenen Buchstaben, einer Curvenform, muss dasselbe auf das Sinnesorgan eine Zeit lang wirken. Diese Zeit, welche man Präsentationszeit nennen könnte, beträgt für grosse Buchstaben etwa 0,0005 sec., sie ist um so grösser, je kleiner das Object und je weniger es sich von seinem Grunde auszeichnet; folgt unmittelbar auf das Verschwinden eines Objects ein zweites, so muss das erste, um erkannt zu werden, länger betrachtet werden, und zwar um so länger je stärker der zweite Reiz und je complicirter gestaltet das erste Object ist (Helmholtz & Baxt). Richtet man vor der (momentanen) Beleuchtung eines bekannten Objectes die Aufmerksamkeit auf einen Theil desselben, so wird derselbe wahrnehmbar, während er es vorher wegen zu kurzer Beleuchtung nicht war (Helmholtz).

2. Zeit bis zur Bewegungs-Auslösung. Die am leichtesten messbare psychische Zeit ist diejenige zwischen Sinneseindruck und bewusster Reaction auf denselben, die Reactionszeit (Exner); sie ist auch practisch wichtig, weil sie bei der Registrirmethode der Astronomen als Fehler eine Rolle spielt.

Die astronomische Registrirmethode mit ihren mannigfachen Variationen dient denn auch zur Messung der Reactionszeit; auf einer gleichmässig rotirenden Fläche, wie beim Kymo- oder Myographion, werden durch den Reiz und die reactive Muskelbewegung zwei Marken gemacht und deren Abstand gemessen; meist wird die Zeit gleichzeitig durch ein Secundenpendel oder eine Stimmgabel aufgeschrieben; die Uebertragung auf die Schreibspitzen geschieht meist electromagnetisch. Mechanische und electrische Reize lassen sich am leichtesten notiren, ebenso die Reaction, wenn sie eine Handbewegung ist, welche einen Contact öffnen kann. Optische und acustische Reize kann der Apparat selbst, z. B. als electrischen Funken und dessen Knall, in einer Durchgangslage auslösen (vgl. p. 186); acustische Reactionen (Aussprechen eines Lautes) können phonautographisch notirt werden. Endlich kann auch die Pouillet'sche Methode (p. 186) oder Uhrwerke mit Echappements (Hipp'sches Chronoscop) zur Messung benutzt werden. Alle diese Methoden dienen zugleich zur Messung der Reflexzeit (p. 279) und indirect zu der der Leitungsgeschwindigkeit sensibler Nerven (p. 253).

Da die Reactionszeit u. A. die Wahrnehmungszeit und die Zeit der Entschlussfassung enthält, so ist es verständlich, dass sie ungemein variabel ist. Sie ergiebt sich um so grösser, je verwickelter die zur Entschlussfassung erforderliche Ueberlegung (z. B. wenn die Reaction je nach dem Signal verschieden sein soll), variirt ausserdem nach dem Sinnesorgan, nach der Art und Verwandtschaft des Signals, und innerhalb desselben Sinnes auch nach der Reizstelle (auch

abgesehen von der Verschiedenheit der Nervenlängen, welche die Erregung zu durchlaufen hat, so dass schon dieser Umstand die Messungen der Leitungsgeschwindigkeit mittels der Reactionszeit vereitelt, vgl. p. 253). Ferner reagiren die Individuen je nach ihrem Temperament und der augenblicklichen Stimmung verschieden rasch. Auf stärkere Reize wird schneller reagirt; Kälte verkürzt, Alkohol verlängert die Reactionszeit. Am meisten endlich kommt auf Aufmerksamkeit und Uebung an. (Donders & de Jaager, Exner, v. Kries & Auerbach u. A.)

Folgende Zusammenstellung möge die Dauer der Reactionszeit erläutern. Sie betrug (in sec.) bei

optischem Reiz	acustischem Reiz	Tastreiz	Geschmacksreiz	Beobachter
0,200	0,149	0,182 (Hand)	.	Hirsch
0,225	0,151	0,155	.	Hankel
0,188	0,180	0,154 (Nacken)	.	Donders
0,194	0,182	0,130 (Stirn)	.	v. Wittich
0,175	0,128	0,188	.	Wundt
0,151	0,136	0,128 (linke Hand)	.	Exner
0,191	0,122	0,146	.	Auerbach
.	.	0,089 (Zunge)	0,16—0,22	v. Vintschgau.

Die Verlängerung der Reactionszeit durch die Forderung, dass vor der Reaction Art oder Ort des Reizes erkannt, resp. unterschieden werde, kann man Unterscheidungszeit nennen; sie betrug in sec. (v. Kries & Auerbach):

für optische Richtungslocalisation	0,011
„ Farbenunterscheidung	0,012
„ Gehörslocalisation	0,015—0,062
„ Unterscheidung zweier Töne	0,019—0,034
„ Localisation von Tastempfindungen	0,021
„ optische Entfernungslocalisation	0,022
„ Unterscheidung von Ton und Geräusch	0,022
„ Unterscheidung zweier verschieden starker Tastreize	0,033—0,053
„ Unterscheidung zweier Geschmäcke (v. Vintschgau)	0,12—0,22

Schliesslich mag hier erwähnt sein, dass die Zuckungen nach electrischer Rindenreizung beim Frosche fast 0,02 sec. später erfolgen als bei Reizung im oberen Rückenmarksabschnitt (Krawzoff & Langendorff).

f. Der Schlaf.

In ziemlich regelmässigen Intervallen werden die psychischen Functionen durch den Schlaf auf längere Zeit unterbrochen. Das Einschlafen wird durch körperliche und geistige Ermüdung befördert, kann aber trotz stärkster Müdigkeit durch den Willen und besonders durch Sinnesreize unterdrückt werden, wodurch u. A. diejenigen Theorien, welche den Schlaf aus Anhäufung chemischer Thätig-

keitsproducte erklären wollen, widerlegt werden. Andererseits ist Abhaltung der Sinnesreize, z. B. die Dunkelheit, Stille, die gleichmässige Wärme des Bettes, dem Einschlafen förderlich und kann auch ohne Ermüdung Schlaf bewirken. Das Erwachen geschieht ebenfalls meist durch Sinnesreize, wie Tageshelle, Anrufen, Berührungen. Die Ermüdung wird durch den Schlaf beseitigt.

Das Einschlafen ist wie das Erwachen ein plötzlicher Vorgang, doch geht ersterem ein kurzes Uebergangsstadium voraus, in welchem die sinnlichen Wahrnehmungen undeutlich werden und Täuschungen oder Hallucinationen, d. h. Sinnesbilder ohne reelle äussere Ursache auftreten. Im Schlafe selbst sind nur die Grosshirnfunctionen suspendirt, die automatischen und reflectorischen Thätigkeiten und die Eingeweidefunctionen bleiben in regelmässigem Gange (jedoch die Reflexe etwas deprimirt, Rosenbach). So wehrt der Schlafende sich gegen kitzelnde Berührung, ändert unbequeme Lagen, bedeckt entblösste Körperstellen. Hierher gehört auch, dass stark gefüllte Blase und Mastdarm im normalen Schlaf keine reflectorische Entleerung machen, sondern ein höherer Hemmungsreflex oder Erwachen eintritt. Das Gesicht ist meist etwas geröthet, die Lider geschlossen, die Augäpfel nach innen gedreht, die Pupillen verengt, erweitern sich aber auf jeden Sinnesreiz, der Puls und die Athmung verlangsamt, letztere auch in ihrem Habitus verändert. Die Exspiration ist im Verhältniss zur Inspiration länger als im Wachen, und die Rippenathmung im Verhältniss zur Zwerchfellathmung begünstigt; ferner zeigt sich im Rhythmus eine Gruppenbildung, welche an das Cheyne-Stokes'sche Phänomen (p. 92) erinnert (Mosso). Ueber Aenderungen im Gaswechsel s. p. 159.

Die Träume sind im Schlafe auftretende Hallucinationen mannigfachster Art. In den sich abspielenden scheinbaren Erlebnissen des Schlafenden, von welchen übrigens die Erinnerung nur sehr unvollkommen berichtet, fehlt die logische Beherrschung, so dass unmögliche Combinationen von Thatsachen, geistreich erscheinende, aber in Wirklichkeit sinnlose Unterhaltungen und Lösungen von Aufgaben vorkommen. Bei manchen Träumen lässt sich ein äusserer Eindruck (Entblössung, Stoss) als Veranlassung nachweisen. Die Träume beweisen, dass das Seelenorgan im Schlafe nicht völlig gelähmt ist.

Die Tiefe des Schlafes lässt sich durch die Intensität des zum Erwecken nöthigen Reizes ermessen (Kohlschütter). Sie nimmt vom Beginn des Schlafes zuerst sehr schnell, dann langsamer zu, bis

etwa zum Ende der ersten Stunde, dann wieder ab, zuerst schnell, dann sehr langsam, um beim Erwachen den gewöhnlichen Werth zu erreichen; häufig treten ohne bekannte Ursachen Verflachungen ein, denen dann wieder Vertiefungen folgen; je tiefer der Schlaf überhaupt wird, um so länger dauert er.

Die nähere Ursache, welche die Grosshirnrinde ausser Thätigkeit setzt, ist unbekannt. Alle Angaben über mechanische, circulatorische oder chemische Veränderungen im Gehirn beim Schlafe sind unbewiesene und zum Theil höchst unwahrscheinliche Vermuthungen. Die oben angegebenen Thatsachen zeigen, dass Schlaf und Wachen im engsten Zusammenhange mit den Sinneseindrücken stehen, und man könnte sagen, dass zur Erhaltung der gewöhnlichen Thätigkeit der Rinde, d. h. des wachen Zustandes, beständige Sinneseindrücke nöthig sind, womit aber das Räthsel keineswegs gelöst ist. An einem Individuum, welches anästhetisch und ausserdem einseitig blind und taub war, trat bei Verschluss des noch fungirenden Auges und Ohres stets Schlaf ein, und nur Eindrücke auf diese Organe machten Erwachen (Strümpell).

Abnorme Schlafarten, in welchen Gehbewegungen und andere selbstständige Handlungen vorkommen, nennt man Somnambulismus; abnorm tiefer Schlaf, mit Unmöglichkeit des Erweckens und unwillkürlichen Entleerungen, kommt pathologisch und toxisch vor, und wird als Sopor oder Coma bezeichnet. Als Hypnotismus bezeichnet man eine abnorme Art von Halbschlaf, welche dem Somnambulismus nahesteht und bei manchen Personen durch sehr lange gleichmässige Sinnesbeeinflussung hervorgerufen werden kann; die Reflexerregbarkeit ist in diesem Zustande bedeutend erhöht (Heidenhain). Thiere werden durch behutsames Niederlegen in einen Ruhezustand versetzt (Kircher's Experimentum mirabile), welcher von Einigen als Schlaf oder Hypnotismus, von Andern als blosse Einschüchterung angesehen wird.

III. Chemie, Stoffumsatz und Blutkreislauf des Cerebrospinalorgans.

Trotz zahlloser Untersuchungen ist die chemische Zusammensetzung der Hirn- und Rückenmarkssubstanz noch sehr wenig bekannt, weil sie äusserst zersetzliche Bestandtheile enthält; bestenfalls würde die Analyse die Zusammensetzung des todten Organs ermitteln können, während die functionirenden Bestandtheile des lebenden aus den p. 268 angeführten Gründen wahrscheinlich sich jeder Feststellung entziehen. Die bis jetzt gefundenen Bestandtheile der weissen Substanz sind: Cerebrin, Lecithin, Protagon und wahrscheinlich noch höhere Verbindungen dieser Körper; Albumin, Kalialbuminat und Globulinkörper; Neurokeratin; Cholesterin, Fette; Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin; Inosit und

ein Zuckeranhydrid; Milchsäure (gewöhnliche, Gscheidlen), flüchtige Fettsäuren; Salze und Wasser. Die graue Substanz unterscheidet sich von der weissen chemisch hauptsächlich durch grösseren Wassergehalt, und unter den festen Bestandtheilen durch mehr Eiweiss, Lecithin und Milchsäure, weniger Cholesterin, Fett und Protagon. Die Reaction ist in der weissen Substanz neutral oder alkalisch, in der grauen sauer gefunden worden (Gscheidlen), doch könnte letzteres von sehr schnellem Absterben herrühren.

Sehr viele Substanzen, welche jetzt als Zersetzungsproducte des Lecithins, oder als Gemenge von solchem mit anderen Körpern erkannt sind, sind früher als genuine Hirnbestandtheile beschrieben worden. Auch die oben genannten Bestandtheile sind vielleicht selbst Zersetzungsproducte complicirterer präexistirender Verbindungen. Einer von ihnen, das Protagon, wird neuerdings als ein Gemenge von Lecithin und Cerebrin betrachtet (Hoppe-Seyler), das hauptsächlich in der weissen Substanz vorkommt (Petrowsky). Die Zusammensetzung beider Substanzen ist folgende (Petrowsky):

	Graue Substanz.	Weisse Substanz.
Wasser	81,6 pCt.	68,4 pCt.
Feste Bestandtheile	18,4 „	31,6 „
Die festen Bestandtheile bestehen aus:		
Eiweissstoffe und Leim . . .	55,4 pCt.	24,7 pCt.
Lecithin	17,2 „	9,9 „
Cholesterin und Fette . . .	18,7 „	51,9 „
Cerebrin	0,5 „	9,5 „
In Aether unlösliche Substanz	6,7 „	3,3 „
Salze	1,5 „	0,6 „

Ueber den Stoffumsatz in den Centralorganen ist Nichts weiter bekannt als dass dieselben wie andere Gewebe arterielles Blut in venöses verwandeln, also Sauerstoff verzehren und Kohlensäure bilden; über die zu Grunde liegenden Oxydations- oder wahrscheinlicher Spaltungs- und Restitutionsprocesse (p. 161) weiss man durchaus Nichts. Vermuthlich ist der Umsatz in der grauen Substanz, d. h. in den Nervenzellen, weit lebhafter als in der lediglich aus Nervenfasern und indifferenter Kittsubstanz (Neuroglia) bestehenden weissen; hierauf deutet der viel grössere Gefässreichthum der ersteren.

Von der Circulation sind die Centralorgane in hohem Grade abhängig, und zwar anscheinend in ähnlicher Abstufung wie die Erregbarkeit (vgl. p. 313). Das Bewusstsein schwindet durch Anämie der Hirnrinde, wohl richtiger durch Verminderung des Druckes, sehr leicht (Ohnmacht), z. B. bei Verblutung oder zu schwacher Herzthätigkeit; erhöhter Druck (Congestion) scheint Aufregung, Delirien

und endlich Coma (p. 318) zu erzeugen. Diese Verhältnisse können leider an Thieren nicht genügend untersucht werden. Schon weniger abhängig zeigen sich die Organe der Medulla oblongata, jedoch werden sie, wie gehörigen Orts bemerkt, durch mangelhaften Gaswechsel stark erregt, und schliesslich unerregbar; ausserdem ist nachgewiesen, dass blosse Blutdruckerhöhung erregen kann, z. B. den Puls mittels der Vagi verlangsamt. Am Rückenmark (s. d.) ist es schon schwierig, auch nur die dyspnoische Erregung nachzuweisen.

Das Gehirn, das hiernach am meisten eines sehr constanten Blutzuflusses bedarf, besitzt in den Anastomosen des Circulus Willisii eine Sicherung gegen plötzliche Circulationsstörungen. Seine Druckverhältnisse sind im Uebrigen durch seine Einschliessung in die unnachgiebige Schädelkapsel complicirt und vor der Hand nicht übersehbar. Die circulatorischen und respiratorischen Schwankungen des Gefässvolums (vgl. p. 55, 56) bewirken am blossgelegten und am kindlichen Gehirn die Hirnbewegungen, deren Curve (durch Fühlhebel oder plethysmographisch gewonnen, indem der Schädel selbst als Plethysmograph benutzt wird, Mosso u. A.) mit der des Arteriendrucks grosse Aehnlichkeit hat; sie scheinen bei geschlossenem verknöcherten Schädel unmöglich zu sein, wenn nicht etwa der Liquor cerebrospinalis einen Abfluss gefunden hat. Die Mechanik des Schädelinneren, die etwaige mechanische Bedeutung des Liquor, der Plexus chorioidei u. s. w. sind zur Zeit noch nicht übersehbar. Die vasomotorischen Nerven der Hirngefässe verlaufen durch das obere Cervicalganglion (Nothnagel).

Die Blutdruckveränderungen im Gehirn, welche plötzliche Veränderung der Körperstellung (Aufrichten aus horizontaler Lage) hervorbringen könnte, sollen dadurch verhindert sein, dass die Schilddrüse ein collaterales Blutreservoir darstelle (Liebermeister); geschehe die Stellungsänderung zu plötzlich, so trete vorübergehende Ohnmacht ein. Auch noch in anderer Weise soll die Schilddrüse den Blutdruck reguliren, indem sie, bei starkem arteriellen Blutdruck anschwellend, ihrerseits die Carotiden comprimire (Guyon); bei starken Muskelanstrengungen ist nämlich die Carotis zuweilen pulslos (Maignien).

IV. Das sympathische Nervensystem.

Wenn man bei einem Frosche Gehirn und Rückenmark zerstört, so gehen die Functionen des Kreislaufs, der Absonderung und Verdauung noch eine Zeit lang von Statten, namentlich wenn die Medulla oblongata, und somit die Athembewegung erhalten geblieben ist (Bidder & Volkmann). Die Selbstständigkeit der Eingeweide kann

bei diesem Versuche, wenn sie überhaupt von Nervencentren abhängt, nur vom sympathischen Nervensystem abgeleitet werden. Der Reichthum desselben an Nervenknoten, welche reichlich Ganglienzellen enthalten, also dieselben Organe, an welchen die centralen Functionen des Cerebrospinalorgans zu haften scheinen, war ein Moment, welches jene Selbstständigkeit des sympathischen Nervensystems begreiflich erscheinen liess.

Trotzdem ist es, wenn man von den in den Organen selbst liegenden Ganglienzellen, z. B. des Herzens und Darms, absieht, niemals gelungen an einem sympathischen Ganglion centrale Functionen, wie Reflex oder Automatie, mit Sicherheit nachzuweisen. Alles was vom Sympathicus physiologisch bekannt ist, beschränkt sich auf solche Wirkungen seiner Nerven, wie sie auch den cerebrospinalen zukommen: motorische, regulatorische, secretorische, und überall lässt sich das Innervationscentrum im Rückenmark nachweisen. Physiologisch stellt sich also das sympathische Nervensystem nur als ein Theil des cerebrospinalen dar, der sich nur anatomisch durch seinen eigenthümlichen Verlauf in anastomosirenden Plexus, seinen Reichthum an dünnen marklosen Nervenfasern und die Einstreuung der Ganglien auszeichnet. Die vom Sympathicus versorgten Organe sind mit den Seelenorganen kaum verbunden, ihre Bewegungen durchweg unwillkürlich, und Empfindungen nicht deutlich vorhanden, ausser in pathologischen Zuständen, wo Schmerzen auftreten können. Die Seele wird also von der Beschäftigung mit den rein vegetativen Processen frei gehalten. Jedoch zeigen sich mannigfache unbewusste Einwirkungen der Affecte auf die Eingeweide (Herz, Gefässe, Nieren, Darm).

Da noch keine Function der sympathischen Ganglien nachgewiesen ist, schreiben Einige ihnen lediglich morphologische (S. Mayer) oder neurotrophische Bedeutung zu; für letzteres wird namentlich die neurotrophische Function der Spinalganglien (p. 262) angeführt. Keineswegs dürfen aber den Parenchymganglien centrale Functionen abgesprochen werden.

In den Spinalganglien sind die Zellen theils als Unterbrechung der Nervenfasern, also bipolar, angebracht (Fische), theils durch T-förmige Seitenzweige unipolar mit denselben verbunden (Ranvier, Retzius). In den sympathischen Ganglien des Frosches haben die bipolaren Zellen meist einen graden und einen spiraligen Ausläufer (Beale u. A.). — Ein vereinzelter Versuch, wo nach Exstirpation der Ganglia coeliaca beim Hunde eine hochgradige Verdauungsstörung eintrat (Lamansky), ist fast die einzige bisher unangefochtene Angabe über eine physiologische Function, die über die neurotrophische hinausgeht.

Da die Parenchymganglien des Herzens, des Digestionsapparates, Ureters etc. und die hypothetischen der Gefässe, Iris etc. in den betr. Capiteln erörtert sind, bleibt hier nur noch übrig die Functionen der sympathischen Nerven und Plexus, soweit sie ermittelt sind, kurz zusammenzustellen, wobei ebenfalls auf die betr. Capitel verwiesen werden muss.

Im Halstheil des Sympathicus sind folgende Fasern nachgewiesen: 1. Vasomotorische Fasern für die entsprechende Kopfhälfte; Ursprung im Cerebrospinalorgan. 2. Fasern für den Dilatator pupillae; Ursprung im Cerebrospinalorgan. 3. Fasern für die glatten Müller'schen Orbitalmuskeln und auch anscheinend für den Musc. rectus externus (nach Durchschneidung des Sympathicus am Halse tritt Schielen nach innen ein). 4. Secretorische Fasern für die Speicheldrüsen und die Thränendrüse; Ursprung unbekannt. 5. Beschleunigende Fasern für das Herz (v. Bezold). 6. Das unterste Halsganglion leitet (neben dem obersten Brustganglion [G. stellatum], mit dem es häufig vereinigt ist) beschleunigende Fasern zum Herzen, und zwar durch den dritten Ast des Ganglion (E. & M. Cyon), — der erste und zweite Ast sind die Wurzeln des N. depressor. 7. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Herzhemmungssystem erregen. 8. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Gefässcentrum erregen (pressorische Fasern).

Am Brusttheil sind noch wenig sichere Versuchsergebnisse gewonnen worden. Das oberste Brustganglion (Gangl. stellatum) leitet beschleunigende Fasern zum Herzen, welche durch den Hals-Grenzstrang und durch die die Art. vertebralis begleitende Wurzel zum Ganglion treten. — Der zum Brusttheil gehörige Plexus cardiacus wird von den zum Herzen tretenden und von ihm kommenden Vagus-, Depressor- und Sympathicus-Fasern zusammengesetzt. Vom Brusttheil entspringen ferner die Splanchnici (major und minor), welchen folgende Fasern zngeschrieben werden (Spl. major): 1. Hemmungsfasern für den Darm; 2. Beschleunigungsfasern für den Darm (wegen der Wirkung der Reizung nach dem Tode); 3. vasomotorische Fasern für das grosse Gefässgebiet des Abdomen; 4. secretionshemmende Fasern für die Nieren (wahrscheinlich mit den vorigen identisch); 5. centripetale Fasern, welche reflectorisch das Herz hemmen (beim Frosche im Grenzstrang liegend). Ueber Diabetes nach Splanchnicusdurchschneidung vgl. p. 149.

Für den Bauchtheil existiren nur sehr wenige zuverlässige

Angaben. Reizung des Grenzstrangs und der Plexus (coeliacus, mesenterici, renalis, suprarenalis, spermaticus, hypogastrici) bewirken meist Bewegungen oder verstärkte Bewegungen der benachbarten Organe: Darm, Blase, Ureteren, Uterus, Samenblasen, Milz (Plexus lienalis); Durchschneidungen und Exstirpationen bewirken meist Circulations- und Ernährungsstörungen.

Zwölftes Capitel.

Die Sinnesorgane.

Die Vorgänge der Aussenwelt, welche nach dem in der Einleitung Gesagten auf die peripherischen Enden der sensiblen Nerven in den Sinnesorganen erregend wirken, gehören grösstentheils nicht zu den allgemeinen Nervenreizen (p. 253 ff.), können also nur durch Vermittelung besonderer Vorrichtungen erregen, welche man als Aufnahmeapparate*) bezeichnen kann; das Auge enthält solche für Licht, das Ohr für Schall u. s. w. Diese Organe sind aber zugleich als nervöse zu betrachten, da ihre irritative Veränderung den sensiblen Nerven sich direct mittheilt. Manche Sinnesorgane enthalten ausser den Sinnesnerven und den specifischen Aufnahmeapparaten noch physicalische Hülfsvorrichtungen, welche den wahrzunehmenden Vorgang in geeigneter Weise den Aufnahmeapparaten zuleiten, und hier mit zu betrachten sind.

Die Sinnesorgane werden hier in der Reihefolge abgehandelt, dass mit den einfachsten begonnen wird.

A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen.

I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen.

Fast alle Organe des Körpers sind *empfindlich*, d. h. sie können zum Mindesten Schmerzempfindung und Reflexe verursachen, jedoch in sehr ungleichem Grade. Ganz unempfindlich sind nur die Horngebilde, sehr wenig empfindlich die Knochen, Sehnen, Bänder, etwas mehr die

*) In den früheren Auflagen habe ich den längeren Ausdruck „specifische Erregungsapparate“ gebraucht.

Eingeweide und Muskeln, am empfindlichsten die Haut und die der Haut nahen Schleimhäute, wie Conjunctiva, Nasenschleimhaut, äusserer Gehörgang, Lippen- und Mundhöhlenschleimhaut, Kehlkopfschleimhaut, After, Harnröhre, Vulva und Vagina. Das Gehirn und Rückenmark sind mit Ausnahme der sensiblen Nervenursprünge völlig unempfindlich, ebenso ihre Häute, mit Ausnahme der Dura.

Alle empfindlichen Theile bewirken bei heftigen Eingriffen und gewissen pathologischen Veränderungen das unangenehme Gefühl des Schmerzes. Sehr zweifelhaft ist es, ob es verschiedene elementare Arten von Schmerz giebt, ob nicht der brennende, stechende, reissende, drückende Schmerz nur verschiedene räumliche und zeitliche Vertheilungsarten der gleichen Empfindung darstellen.

Im normalen Zustande sind die Empfindungen der meisten inneren Organe kaum merklich und in ihrem Character undeutlich. Trotzdem haben sie vermuthlich eine gewisse Bedeutung; so z. B. haben die Zähne ein deutliches Tastvermögen, welches beim Kauen unzweifelhaft eine leitende Rolle spielt; an den Knochen, Gelenken, Sehnen und den Muskeln selbst empfinden wir undeutlich den Grad der Anstrengung, Ermüdung, Dehnung, Verbiegung und lassen uns dadurch bei der Muskelthätigkeit leiten (s. unten sub V.). An verschiedenen, zum Theil nicht genügend angebbaren Eingeweiden haftet die Empfindung der Sättigung, des Hungers, des Stuhl- und Harndranges. Alle diese undeutlich empfindenden Organe lösen aber mit ihren sensiblen Nerven zahlreiche wichtige, grösstentheils schon besprochene Reflexe aus.

In der Haut und den erwähnten Schleimhäuten sind die Empfindungen weit deutlicher und lebhafter, und befähigen zu klaren sinnlichen Wahrnehmungen. Die ganze äussere Körperumhüllung wird hierdurch zu einem wichtigen Sinnesorgan, ist aber zugleich durch ihre lebhafte Schmerzempfindlichkeit ein wachsamer Hüter gegen alle den Körper bedrohenden Eingriffe. Das mit den Empfindungen verbundene Lust- und Unlustgefühl ist hier besonders lebhaft, und nimmt sehr mannigfache, und an gewissen Stellen specifische Gestalten an, wie die Empfindung des Juckens, des Kitzels, der geschlechtlichen Wollust.

Eine speciellere Betrachtung erfordern nur die eben angeführten sinnlichen Wahrnehmungen der Haut und der angrenzenden Schleimhäute, und ferner die aus sehr zahlreichen Elementen sich zusammensetzenden Wahrnehmungen der activen und passiven Bewegungen.

II. Der Tastsinn.

Durch den Tastsinn der Haut und einiger Schleimhäute, besonders der Lippen und der Zunge, sind wir befähigt, den Ort, die Gestalt und mannigfache andre Eigenschaften der berührenden oder berührten Gegenstände zu erkennen. Dies Erkennen lässt sich zurückführen: 1. auf die Wahrnehmung der Orte, welche berührt werden (Ortssinn, Raumsinn), 2. auf die Wahrnehmung der Intensität oder des Druckes, mit welchem jeder Hautpunct berührt wird (Drucksinn), 3. auf die Wahrnehmung der Gestalt, welche das berührende Glied grade hat, und der Veränderungen, welche dieselbe durch den Druck erleidet. Wird z. B. ein kantiger Gegenstand mit der Hand betastet, so üben die Kanten und Ecken auf gewisse Linien und Puncte der Haut einen stärkeren Druck aus als die gleichmässiger drückenden Flächen, Höhlungen bewirken Lücken in dem Druckbilde, welche durch stärkeres Andrücken und Hineinschmiegen weicher Theile verschwinden u. s. w. Flüssigkeiten werden an ihrem überall gleichen Drucke und an ihrer Nachgiebigkeit gegen Bewegungen der Hand erkannt, Quecksilber an dem fühlbaren Auftriebe, rauhe oder stachlige Flächen verursachen Ungleichmässigkeiten und ausgezeichnete Puncte des Drucks u. s. w. Die Wahrnehmung wird vervollständigt, wenn die Berührungsweise successiv verändert, und so eine Reihe von Tastbildern erzeugt wird. Für die Deutung des Tastbildes ist aber die Kenntniss der Hand- und Fingerhaltung selbst unentbehrlich, und über diese belehren die schon erwähnten Empfindungen der Muskeln, Sehnen, Bänder u. s. w. Wie wichtig dies letztere Moment ist, zeigt der Versuch des Aristoteles: Schlägt man den Mittelfinger so über den Zeigefinger, dass man einen kleinen runden Gegenstand (Erbse, Federhalter) zwischen die Kleinfingerseite des ersteren und die Daumenseite des letzteren bringen und hin- und herrollen kann, so fühlt man stets zwei runde Körper, weil eine Berührung dieser beiden Flächen durch Einen runden Körper ohne unnatürliche Fingerstellung nicht vorkommen kann, und diese Fingerstellung unmittelbar nicht genügend empfunden wird.

Zu feineren Tastwahrnehmungen werden fast nur die Hände und Finger benutzt, deren Tastsinn am feinsten ist; nächstdem kommen hauptsächlich in Betracht das Tasten der Zunge, Lippen etc. für das Kauen, wohl auch für das Sprechen (auch die Epiglottis hat z. B.

feinen Tast- und Temperatursinn, Pieniaczek), und das Tasten der Fusssohle und der Zehen für das Stehen und Gehen.

Zur Beurtheilung und Vergleichung der Feinheit des Tastvermögens ist, entsprechend obiger Zergliederung desselben, das Empfindungsvermögen und das Localisationsvermögen der Hautbezirke festzustellen.

1. Das absolute Empfindungsvermögen.

Das scheinbar nächstliegende Verfahren, nämlich die Feststellung desjenigen Minimaldrucks für jede Hautstelle, welcher überhaupt noch wahrgenommen wird, scheitert daran, dass die wahrnehmbaren Berührungen so leise sind, dass sie sich nicht mehr sicher durch Gewichte repräsentiren lassen, und der Modus der Berührung sich viel einflussreicher erweist als die Intensität. An der Stirn wird als wahrnehmbarer Minimaldruck 2 mgrm. angegeben, an anderen Hautstellen mehr (Kammler).

Man hat daher zu electrischen Hautreizen seine Zuflucht genommen und so eine ziemlich gleiche Empfindlichkeit aller Hautstellen gefunden, wenn der sehr verschiedene Leitungswiderstand der Hautbezirke berücksichtigt wird (Leyden). Eliminirt man denselben durch Einschaltung sehr grosser Nebenwiderstände, und eliminirt man ferner die Verschiedenheiten des Nervenreichthums möglichst durch Anwendung zahlreicher auf die Hautfläche vertheilter Einströmungspuncte, so bestätigt sich, dass für alle Hautstellen ziemlich dieselbe Stromintensität zur Wahrnehmung erforderlich, die absolute Empfindlichkeit der sensiblen Endapparate also nahezu überall gleich ist (Tschirjew & de Watteville). Durch Bäder wird die Empfindlichkeit erhöht.

2. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das sogenannte psychophysische Gesetz.

Ein andres Verfahren (E. H. Weber) prüft die Empfindlichkeit für Druckunterschiede, indem successive verschiedene Gewichte auf die Haut gesetzt werden und ermittelt wird, welcher Gewichtsunterschied bei den Abwechselungen noch erkannt wird.

Die Gewichte müssen bei diesen Versuchen stets mit einer gleich grossen und gleich geformten Fläche aufliegen, z. B. (Kammler) in Gestalt runder Plättchen. Noch besser ist es, unter einer Wagschale eine Korkpelotte anzubringen, welche auf die Haut drückt, während der Druck mittels der anderen Wagschale vorsichtig verändert wird (Dohrn, Bastelberger).

Hierbei zeigt sich zunächst das Gesetz, dass die wahrnehmbaren Differenzen des Drucks für eine gegebene Hautstelle mit dem absoluten

Druck variiren, und zwar demselben proportional sind (E. H. Weber). Das Gesetz, dass die Unterschiedsempfindlichkeit um so geringer wird, je höher die bestehende Einwirkung bereits ist, bewährt sich auch aut manchen anderen Sinnesgebieten (Weber, Fechner), z. B. bei der Beurtheilung der Helligkeit, der Grösse, der Schallintensität, ja sogar auch bei moralischen Eindrücken: ein Gewinn oder Verlust eines bestimmten Betrages macht einen um so geringeren Eindruck, je mehr die Person schon besitzt; der Gewinn muss, um den gleichen Eindruck zu machen, beim n mal Reicheren n mal so gross sein.

Aus dem Weber'schen Gesetze hat man ein andres Gesetz über die Beziehungen zwischen Reizgrösse und Empfindung abgeleitet, welches als das psychophysische Gesetz bezeichnet wird (Fechner). Wenn nämlich das Weber'sche Gesetz so ausgedrückt werden darf (s. unten), dass der Empfindungszuwachs proportional ist dem Reizzuwachs dividirt durch die absolute Reizgrösse, so stehen die Empfindungen zu den Reizen offenbar in gleichem Abhängigkeitsverhältniss wie die Logarithmen zu ihren Numeris.

Exact formulirt gestaltet sich die Ableitung folgendermassen. Ist β die Reizgrösse, γ die zugehörige Empfindungsgrösse, so lautet die eben angeführte Formulirung des Weber'schen Gesetzes

$$d\gamma = k \,.\, \frac{d\beta}{\beta}, \qquad (1)$$

worin k eine Constante. Die Integration ergiebt

$$\gamma = k \,.\, log\ nat\ \beta + const.$$

Wählt man die Constante so, dass ein unterer Grenzwerth von β, der sog. Schwellenwerth b eingeführt wird, bei welchem die Empfindung anfängt, also die Null überschreitet, so wird

$$0 = k \,.\, log\ nat\ b + const.,$$

also

$$\gamma = k\ (log\ \beta - log\ b) = k \,.\, log \frac{\beta}{b}, \qquad (2)$$

die sogenannte psychophysische Maassformel; für gewöhnliche Logarithmen ist nur die Constante k zu ändern.

Gegen diese Ableitung sind aber erhebliche Bedenken geltend gemacht worden (Hering, Trotter u. A.). Die Gleichung 1 ist nämlich keine richtige Wiedergabe des Weber'schen Gesetzes; das letztere behauptet nur, dass das Verhältniss des eben merklichen Reizzuwachses zur absoluten Reizgrösse eine Constante ist, nicht aber dass dem merklichen Reizzuwachs immer eine gleiche Empfindung entspricht und dass diese Empfindungen sich zur Gesammtempfindung einfach summiren, wie in der Gleichung 1 liegt. Sie ist ebenso unrichtig, als wollte man, weil der wahrnehmbare Längenunterschied zweier Linien ihrer Grösse proportional ist, behaupten, dass die eben merklichen Längendifferenzen bei verschiedenen Längen immer gleich gross erscheinen. Die Fechner'sche Ableitung aus dem Weberschen Gesetz ist also unberechtigt.

Eine andre Reihe von Einwänden (Delboeuf, Plateau, Hering u. A.) richtet sich gegen die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes selbst. Aus Modifica-

tionen desselben haben Andere wiederum psychophysische Gesetze abgeleitet, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Für verschiedene Hautstellen ergiebt sich die Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. das Verhältniss der wahrnehmbaren Druckunterschiede zu den absoluten Drucken, nicht gleich gross, wozu die Resultate der electrischen Versuche nicht gut stimmen; an günstigen Stellen, z. B. den Fingerkuppen, ist der wahrnehmbare Zuwachs etwa $^1/_{30}$ (Weber). Die Reihefolge der Hautstellen in dieser Hinsicht ist eine etwas andere als beim Ortssinn (s. unten); jedoch weichen die specielleren Angaben (Kammler, Goltz) von einander ab.

Das Verfahren von Goltz (vervollkommnet von Bastelberger) besteht darin, statt alternirender Drücke eine Druckschwankung wirken zu lassen, indem ein mit Wasser gefüllter Kautschukschlauch, in welchem Wellen erzeugt werden, der Haut angelegt wird. Zu beachten ist übrigens, dass bei diesem Verfahren die räumliche Empfindung nicht ganz ausgeschlossen ist, weil mit der positiven Druckschwankung wahrscheinlich auch eine geringe Vergrösserung der Berührungsfläche verbunden ist, da Schlauch und Hautstelle sich gegenseitig etwas abplatten. Das Verfahren ist hergeleitet von der Erfahrung, dass man mit dem Finger an vielen Körperstellen den Arterienpuls fühlt, ohne dass die berührte Hautstelle, auf welche doch dieselbe Druckschwankung wirkt, dieselbe wahrnimmt. Schon Vergleichungen dieser Art können zur Aufstellung einer Scala benutzt werden.

3. Das Localisationsvermögen und die Empfindungskreise.

Zur Prüfung des Localisationsvermögens kann man bei verschlossenen Augen den Ort einer Berührung oder die scheinbare Distanz mehrerer Berührungen, endlich die Gestalt auf die Haut unter Druck geschriebener Züge angeben lassen. Viel exacter aber ist es, diejenige Entfernung aufzusuchen, welche zwei punctförmige Berührungen haben müssen, um als zwei empfunden zu werden, wozu am besten die Spitzen eines mit Theilung versehenen Stangenzirkels dienen (E. H. Weber). Hierbei zeigt sich das Verhalten der verschiedenen Hautstellen sehr verschieden. Die Grenzdistanzen sind in Pariser Linien (Weber):

Zungenspitze	0,5	Lippenhaut	4	1. Phalanx der Finger, Dorsalseite	7
Fingerkuppen, Volars.	1	Metacarpus des Daumens	4	Capit. metatarsi, Dorsals.	8
Lippen, rother Theil	2	Zehenkuppen, Plantars.	5	Lippen, Innenseite	9
2. Phalanx, Volarseite	2	2. Phalanx der Finger, Dorsalseite	5	Jochbein, Haut hinten	10
3. Phalanx, Dorsalseite	3	Backen	5	Stirn, unten	10
Nasenspitze	3	Augenlid	5	Ferse, hinten	10
Capit. metacarpi, Volarseite	3	Harter Gaumen, Mitte	6	Hinterhaupt, unten	12
Rücken und Seitenwand der Zunge	4	Jochbein, Haut vorn	7	Handrücken	14
		Metatarsus hallucis, Plant.	7	Hals unter dem Kinn	15

Scheitel	15	Unterschenkel	18	Rücken, unten	24
Kniescheibe	16	Fussrücken, vorn	18	Nacken	30
Kreuzbein	18	Brustbein	20	Rücken, Mitte	30
Glutäengegend	18	Nacken	24	Oberarm u. Oberschenkel,	
Unterarm	18	Rücken, oben	24	Mitte	30

An den Extremitäten sind die Abstände in der Längsrichtung grösser als quer. Durch Uebung werden sie kleiner (Volkmann) und sind besonders klein bei Blinden (Goltz); sie sind ferner kleiner, wenn die Spitzen nach einander aufgesetzt werden; wenn man von grossem Abstande ausgeht, und den Abstand aufsucht, bei welchem die vorher gesonderten Empfindungen verschmelzen, sind sie kleiner, als wenn man umgekehrt von einem kleinen Abstande ausgehend die Entfernung aufsucht, bei welcher zuerst zwei gesonderte Eindrücke auftreten. Zwei eben noch gesondert empfundene Eindrücke vereinigen sich zu Einem, wenn man die Haut zwischen beiden erregten Puncten durch Kitzeln oder Inductionsströme mit erregt (Suslowa). Ueber den Einfluss gleichzeitiger Temperaturdifferenzen s. unten sub III.

Zur Erklärung der angeführten Erfahrungen muss man folgende Annahmen machen (Lotze, E. H. Weber, Meissner, Czermak): Das Bewusstsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Hautpuncte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es fühlt ein Tastfeld. Jede Erregung eines sensiblen Endorgans wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Körperoberfläche, verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punct, sondern eine kreisförmige oder (an den Extremitäten) elliptische Fläche, deren Mittelpunct der erregte Punct ist, der sog. Empfindungskreis. Zwei sich berührende oder theilweise deckende Empfindungskreise können aber in der Vorstellung nicht räumlich gesondert werden; die Sonderung geschieht erst, wenn zwischen beiden ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so grösser, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergiebt sich, dass zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand grösser ist, als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betreffenden Hautstellen. Ferner ergiebt sich, dass zwei distincte Eindrücke sich vermischen, bei Erregung der zwischenliegenden empfindenden Elemente.

Es ist nun noch zu erklären, wie es kommt, dass die Empfindungskreise an verschiedenen Körperstellen verschiedene Grösse haben. Offenbar ist ein Empfindungskreis nicht eine feste anatomische Grösse, etwa der Verbreitungsbezirk einer Nervenfaser; denn einmal ist er veränderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung und andere Einflüsse, zweitens müsste ein Zirkelabstand, der geringer ist als der Durchmesser eines Empfindungskreises, bald mit beiden Füssen in Einen, bald in zwei benachbarte Empfindungskreise fallen können; vielmehr ist ein Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunct anzunehmen. Diese Ausstrahlung oder Irradiation der Erregung in die Nachbarschaft kann aber wiederum nicht einfach mechanisch erfolgen, denn sonst müsste der Empfindungskreis überall ziemlich gleiche Grösse haben, und vollends wären die elliptischen Irradiationsbezirke an den Extremitäten unerklärlich. Vielmehr muss die Dichte der Nervenversorgung eine Rolle spielen, denn im Allgemeinen sind die Empfindungskreise um so kleiner, je mehr Nervenenden auf die Flächeneinheit fallen, und diese Vertheilung ist in der That an den Extremitäten in Längs- und Querrichtung ungleich. Der Durchmesser des Empfindungskreises soll etwa 12 Tastkörperchen umfassen (Krause). So ist also eine centrale Irradiation der Erregung der Art anzunehmen, dass bei Reizung einer Hautnervenfaser eine Anzahl benachbarter mit erregt erscheinen. Wahrscheinlich liegt der Schlüssel zu dieser Erscheinung in den p. 283 erörterten Eigenschaften des centralen Röhrengraus. Da die benachbarten Fasern schwächer erregt erscheinen müssen, werden die Empfindungskreise um so kleiner, je schärfer das Sensorium feine Intensitätsunterschiede aufzufassen vermag.

Für das Tasten ist auch die Persistenzzeit einer Berührungsempfindung nicht gleichgültig; von einer gewissen Frequenz ab vermischen sich die Berührungen zu einer continuirlichen Empfindung. Am Schenkel geschieht dies schon bei 52 Reizen p. sec., am Arm erst bei 58—60, an den Fingerkuppen noch nicht einmal bei 70 (Bloch; vgl. auch p. 314).

III. Der Temperatursinn.

Die Temperatur der die Haut berührenden Körper, Luft, Flüssigkeiten, feste Gegenstände, wird durch das von ihnen verursachte Wärme- und Kältegefühl annähernd empfunden, und dadurch auch zuweilen beim Tasten das Material der Körper beurtheilt, indem z. B. Metalle wegen ihres besseren Wärmeleitungsvermögens sich kälter anfühlen als Holz von gleicher Temperatur.

Die letztere Erfahrung zeigt schon, dass der Temperatursinn nicht

die absolute Temperatur anzeigt, etwa wie das Thermometer; ferner kommt uns das gleiche Wasser warm vor, wenn die eintauchende Hand soeben in kälterem war, und kalt wenn in wärmerem. Viele Erfahrungen zeigen, dass im Allgemeinen Körper, welche wärmer sind als die Haut, sich warm anfühlen, Körper, welche kälter sind als die Haut, kalt, so dass man das Wärmegefühl vom Wärmerwerden, das Kältegefühl vom Kälterwerden der Haut ableiten muss (E. H. Weber, Hering). Jedoch ist die Formulirung dass Wärmeabgabe der Haut Kälteempfindung macht, nicht richtig, denn die Haut giebt z. B. an die Luft fast immer Wärme ab, ohne immer Kältegefühl zu haben. Die richtigste Formulirung scheint folgende zu sein (Hering): Der nervöse Apparat der Haut nimmt je nach den Umständen eine bestimmte Temperatur an, z. B. an der Luft eine zwischen Luft- und Innentemperatur liegende (p. 172). Wird diese Temperatur erhöht, so entsteht Wärmegefühl, wird sie erniedrigt, Kältegefühl, und keine Temperaturempfindung, wenn sie unverändert bleibt. Je schneller die Veränderungen dieses „Nullpuncts" sind und je grössere Flächen sie betreffen, um so stärker werden die Temperaturempfindungen.

Gegenstände, welche kälter als ungefähr 10 oder wärmer als ungefähr 47 °C. sind, machen, abgesehen vom ersten Moment, keine Temperaturempfindung mehr, sondern Schmerz, welcher schnell zunimmt. Ob die angegebenen Grenzen mit der obigen „Nullpuncts"-Temperatur des Nervenapparats sich ändern, bedarf noch der Untersuchung.

In der Nähe der Hauttemperatur selbst ist der Temperatursinn am feinsten, und gestattet am schärfsten die Temperatur verschiedener Körper zu unterscheiden. Durch successives Aufsetzen dünner mit temperirtem Wasser gefüllter Blechcylinder ergab sich die Unterscheidung am feinsten zwischen 27 und 33 °, demnächst zwischen 33—39 ° und zwischen 14—27 ° (Nothnagel). Die Körpergegenden gruppiren sich in Bezug auf die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen, mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten, folgendermassen (E. H. Weber): Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Die der Mittellinie näheren Theile empfinden weniger fein.

Die Temperaturempfindung hat auch auf die Druckempfindung und die Localisation Einfluss. Ein kälteres Gewicht erscheint schwerer als ein gleich schweres warmes (Weber). Ferner wird beim Weber'schen Zirkelversuch die Unterscheidung erleichtert, die Empfindungskreise verkleinert, wenn beide Spitzen ungleiche Temperatur haben

(Czermak, bestritten von Klug); fallen die Spitzen so nahe zusammen, dass sie nicht unterschieden werden, so erscheint die Berührung abwechselnd warm und kalt, oder es wird nur die kalte Spitze empfunden (Czermak). Bei gleicher Temperatur beider Spitzen wird ihre Unterscheidung um so leichter, je mehr diese Temperatur von der der Haut verschieden ist (Klug).

Das Frost- und Hitzegefühl sind anscheinend nicht Empfindungen erhöhter oder erniedrigter Allgemeintemperatur, sondern nur ausgedehntere Hautempfindungen. So tritt z. B. der Fieberfrost bei abnorm erhöhter Innentemperatur auf.

IV. Die Organe und die Abhängigkeiten der Hautempfindungen.

Tast- und Temperaturempfindungen sind so verschiedenartig, dass man verschiedene Organe für dieselben annehmen muss. Jedoch existirt bisher nicht der mindeste Anhalt dafür, welche von den in der Haut und den Schleimhäuten bisher aufgefundenen sensiblen Nervenendorganen für die eine und die andre Empfindung bestimmt sind. Auffallend bleibt, dass beide Organe bei gewisser Erregungsstärke Schmerz geben, doch könnte letzterer vielleicht doch nur von dem einen herrühren. Nach dem Princip der specifischen Energie (p. 252) müssen ausserdem für die Wärme- und Kälteempfindung verschiedene Nervenfasern angenommen werden. (Ueber eine andre Ansicht, von Hering, vgl. beim Sehorgan, unter Farbenempfindung.)

Die Endorgane der sensiblen Nerven sind erst an wenigen Stellen bekannt, und ihr feinster Bau noch vielfach streitig. Man kennt bisher folgende Formen: 1. Vater'sche (Pacini'sche) Körperchen, ziemlich gross (0,5—4 mm.) im subcutanen Zellgewebe, namentlich der Hohlhand und Fusssohle liegend, ausserdem an den Geschlechtsorganen, vielen Muskeln und Gelenken, und in den sympathischen Plexus der Bauchhöhle (z. B. im Mesenterium der Katze). Sie sind eiförmig und bestehen aus vielfachen concentrischen Bindegewebsschichten, die einen cylindrischen aus Protoplasma bestehenden Körper (Innenkolben) umschliessen; in letzterem verläuft die eintretende Nervenfaser als nackter Axencylinder und endigt einfach oder in mehrere kurze Endzweige gespalten, mit einer kleinen knopfartigen Anschwellung. — 2. Nervenendkolben (W. Krause), ebenfalls ovale oder mehr kugelige Bläschen von nur 0,03—0,06 mm., bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit Kernen und einem weichen homogenen Inhalt, in den die Nervenfaser eintritt, um zugespitzt zu endigen; sie finden sich in vielen Organen, namentlich in Schleimhäuten, und liegen hier in der bindegewebigen Mucosa. Vermuthlich sind die Organe ad 1. und 2. Modificationen einer einzigen Grundform, als welche vielleicht die letztgenannte zu betrachten ist, oder noch einfachere Zellen mit markloser Nervenfaser (Tastzellen, Merkel). — 3. Tastkörperchen (Wagner & Meissner), in einem Theil der Papillen der Cutis (die übrigen Pa-

pillen tragen Capillarschlingen), am zahlreichsten in der Hohlhand und Fusssohle; länglich ovale, grob und unregelmässig quergestreifte Kölbchen von 0,05—0,1 mm. Länge, welche fast den ganzen Raum der Papille einnehmen, und in welche eine oder mehrere Nervenfasern, oder Zweige von solchen eintreten; die Endigungsweise der letzteren ist zweifelhaft, nach Einigen geschieht sie ebenfalls in Tastzellen. 4. Nervenendknäuel kommen besonders entwickelt und deutlich in der Glans penis vor (Tomsa). Im Innern sollen die Nervenzweige der umspinnenden Nervenfaser analog wie bei den Vater'schen Körperchen endigen (Grandry). In den Gelenken kommen ausser Vater'schen Körperchen (Rauber) Zwischenformen der bisher genannten vor (W. Krause). — 5. Nervenendknöpfchen, die Endigungen der sensiblen Nerven der Cornea; die letzteren verzweigen sich zu feinen Fasern, welche in der subepithelialen Schicht ein gitterförmiges Netzwerk bilden, von diesem treten feine, zuweilen verzweigte Fasern in das Epithel aus und endigen auf der freien Oberfläche, in der Thränenflüssigkeit flottirend (Cohnheim), nach andern innerhalb des Epithels (Hoyer), mit einem kleinen Knöpfchen. Eine ähnliche Endigungsart scheint in der Epithelschicht der Haut vorzukommen (Langerhans, Podcopaew, Eberth). — Besondere Modificationen der Endorgane, zum Theil mit den Tasthärchen verbunden, finden sich u. A. in der Flughaut der Fledermaus, an der Schnauze des Maulwurfs etc.

Durch Reizung der Nervenstämme selbst kommen meist nur Schmerzempfindungen zu Stande, welche in die natürlichen Endigungen verlegt werden (p. 252); zuweilen haben dieselben einen juckenden oder prickelnden Character, nie aber den einer Temperaturempfindung, wahrscheinlich weil die Tastnerven im Stamme überwiegen. Die Art des Reizes hat natürlich auf die Empfindungsart keinen Einfluss (p. 252). So z. B. macht Eintauchen des Ellbogens in Eiswasser in den Ulnarfingern nur Schmerzempfindung, wie jede andre Reizung des Ulnarisstammes, während an der Ellbogenhaut selbst Kälteempfindung auftritt (E H. Weber). Bei Compression eines Nervenstammes, z. B. beim sog. „Einschlafen“ eines Gliedes (p. 259), schwindet das Kälteempfindungsvermögen und das Tastvermögen vor dem Wärmeempfindungsvermögen (Herzen), woraus sich aber vor der Hand kein bestimmterer Schluss ziehen lässt.

Der Ernährungs-, Circulations- und Temperaturzustand der Haut sind für den Tastsinn von grosser Bedeutung. Hyperämie der Haut und warme Bäder vermindern den Tast- und Temperatursinn, Anämie vermindert den Tastsinn, erhöht den Temperatursinn, kalte Bäder erhöhen den Tastsinn, Alles natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen (Alsberg, Stolnikow). Sehr starke Abkühlung (z. B. durch zerstäubten Aether), ferner gewisse Gifte machen die Haut vollkommen unempfindlich.

V. Die Bewegungsempfindungen.

1. Das Muskelgefühl. Ein zweckmässiger Gebrauch der Muskeln ist nicht möglich, ohne dass das Bewusstsein beständig von deren Wirkung unterrichtet wird, oder wenigstens centripetale, auf diesen Wirkungen beruhende Erregungen auf die geordneten Reflexe zurückwirken. Man kann sich in der That leicht überzeugen, dass man bei geschlossenen Augen von jeder Lage eines Gliedes ohne Weiteres Kenntniss hat, theils durch die Hautempfindungen, theils aber durch Empfindungen in den Muskeln selbst, wohl auch in den Skelettheilen, Sehnen u. s. w.; an all diesen Gebilden sind sensible Nerven nachgewiesen. Fraglich ist nur, ob nicht eine unmittelbare Wahrnehmung des motorischen Impulses beim Muskelgefühl mitspielt. Für die Bedeutung der sensiblen Erregungen kann angeführt werden: die Störungen der Muskelthätigkeit durch Sensibilitätsstörungen (die sog. Ataxie), welche auch experimentell durch Durchschneidung der hinteren Spinalwurzeln hervorgerufen werden können (Bernard, vgl. p. 272), ferner der Sehnenreflex (p. 288) und der Umstand, dass Glieder, welche wegen Kälte oder Druck auf den Nerven (Einschlafen) undeutlich empfinden, auch ungeschickt bewegt werden. Dass nicht allein die Hautempfindungen in Betracht kommen (s. oben), wird dadurch bestätigt, dass enthäutete Frösche noch geordnete Bewegungen ausführen (Bernard).

Messbar ist das Muskelgefühl durch die Schätzung gehobener Gewichte; die Unterschiedsempfindlichkeit (vgl. p. 327) wird zu $^1/_{40}$ angegeben (E. H. Weber).

2. Die Empfindung passiver Bewegungen. Passive Bewegungen des Gesammtkörpers, sowohl gradlinige als drehende, werden deutlich empfunden, auch wenn der Gesichtssinn ausgeschlossen ist; die Empfindung schwindet jedoch bei gleichförmiger Bewegung bald, und beim plötzlichen Aufhören der Bewegung tritt die Täuschung einer entgegengesetzten Bewegung auf, so dass möglicherweise nicht die Geschwindigkeit, sondern nur die Beschleunigung empfunden wird (Mach). Die dabei auftretenden Schwindelempfindungen und reactiven Bewegungen, welche bis zur Zwangsbewegung gehen können, sind schon an andrer Stelle (p. 298 f.) besprochen.

Zur Erklärung der Bewegungsempfindungen genügen anscheinend die sensiblen Vorrichtungen aller Körpertheile. Bei jeder regelmässigen Bewegung müssen durch Trägheit, Centrifugalkraft etc. gewisse Verlagerungen der beweglicheren Körperelemente gegen die festeren

stattfinden, z. B. eine veränderte Vertheilung der Blutmasse; durch Empfindung dieser Veränderungen, ferner des veränderten Drucks des Bodens, der Umgebung etc., Wahrnehmung der zur Erhaltung des Gleichgewichts nöthigen Muskelanstrengungen (s. oben) sind Momente genug zu unbewussten Schlüssen über Art, Richtung etc. der Bewegung gegeben. Dass wesentlich die Beschleunigung empfunden wird und die folgende Ruhe als negative Beschleunigung erscheint, kann leicht durch das allgemeine Princip der grösseren Empfindlichkeit für Veränderungen im Vergleich mit Zuständen, und den successiven Contrast, welcher zweckmässiger beim Gesichtsorgan behandelt wird, erklärt werden. Die Annahme eines besonderen Sinnesorgans für Bewegungswahrnehmung ist also nicht erforderlich; ein solches glauben Einige in den Bogengängen des Ohrlabyrinthes sehen zu müssen; hierüber s. unter Gehörorgan.

B. Der Geschmackssinn.

I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven.

Das Geschmacksorgan hat seinen Sitz in gewissen Theilen der Mundschleimhaut, vor allem in der Zungenschleimhaut. Die genauere Begrenzung kann erstens durch Auftupfen schmeckbarer Pulver (Flüssigkeiten würden sich zu leicht weiter verbreiten), zweitens durch die anatomische Aufsuchung der Schmeckbecher geschehen, welche als die eigentlichen Geschmacksorgane zu betrachten sind (Lovén, Schwalbe). Die letzteren sind becherförmige offene Körper, mit einem Bündel spindelförmiger Zellen erfüllt, deren innerste Lage mit den eintretenden Nervenfasern verbunden, und am freien Ende borstenförmig zugespitzt sind; sie finden sich hauptsächlich an den Spalträumen der Papillae circumvallatae und foliatae, aber auch spärlicher auf den Papillae fungiformes, am weichen Gaumen und der Epiglottis. Hieraus ist zu schliessen, dass hauptsächlich der hintere Theil der Zunge am Rücken und an den Seiten schmeckfähig ist, aber auch alle anderen Zungentheile sowie weicher Gaumen und selbst Epiglottis etwas Geschmackssinn besitzen. Dies wird nun durch die zahlreichen Schmeckversuche bestätigt: ausser der Zungenwurzel wurden schmeckfähig befunden die Zungenspitze und die Zungenränder (Schirmer, Klaatsch & Stich, Camerer, E. Neumann), der weiche Gaumen (J. Müller, Drielsma), oder wenigstens ein Theil desselben (Schirmer, Klaatsch & Stich),

selbst der harte Gaumen (Drielsma). Am vorderen Zungentheil ist aber das Schmeckvermögen unvollkommen, am besten meist für saure, am schlechtesten für bittere Substanzen (Lussana, v. Vintschgau). Auch kommen grosse individuelle Verschiedenheiten vor (Urbantschitsch). Nicht schmeckfähig sind die Lippen, das Zahnfleisch, die Wangenschleimhaut, die untere Zungenfläche.

Der Geschmacksnerv scheint nach dem jetzt vorliegenden sehr reichhaltigen Untersuchungsmaterial ausschliesslich der Glossopharyngeus zu sein, welcher dem hinteren Zungentheil direct, den anderen schmeckfähigen Gegenden aber durch Vermittelung anderer Nervenbahnen, namentlich des Trigeminus, seine Fasern zuführt. Nach Durchschneidung desselben degeneriren die Schmeckbecher (v. Vintschgau & Hönigschmied).

Bei Facialislähmungen kommen Geschmacksstörungen im vorderen Zungentheil häufig vor. Gegen die Betheiligung des Facialis wird dagegen angeführt, dass nach Durchschneidung der Chorda sich im Lingualis jenseits des Abgangs der Speichelnerven keine degenerirten Fasern finden (Vulpian). Andere fanden solche (Prévost; beim Hunde auch Vulpian). Da ein Fall beobachtet ist, in welchem der intracranielle Theil der Faciales vollständig degenerirt war, ohne Geschmacksstörung (Wachsmuth), so wird angenommen, dass die Geschmacksfasern erst durch den N. petrosus superficialis major zum Facialis treten, und theils durch den N. petrosus superficialis minor und das Ganglion oticum, theils durch die Chorda in die Trigeminusbahn übergehen (Schiff). Da aber auch Trigeminuslähmungen ohne Geschmacksstörung vorkommen, so muss ein Uebertritt von Glossopharyngeusfasern durch die Jacobson'schen Anastomose (Plexus tympanicus), den Petrosus superfic. min. und das Gangl. oticum in den Trigeminus angenommen werden, wofür auch einige Fälle von Geschmacksstörung durch Paukenhöhlenaffection ohne Störung der Chorda zu sprechen scheinen (Carl, Urbantschitsch). Auch zu den schmeckfähigen Gaumentheilen sind Glossopharyngeusfasern anatomisch verfolgt worden.

II. Die Geschmackserregung.

Die Erregung des Geschmacksorgans geschieht durch flüssige, gelöste oder wenigstens in der Mundflüssigkeit lösbare Substanzen; zu diesen gehören vermuthlich auch die grossentheils (Stich) schmeckbaren Gase. Der Erregungsvorgang ist völlig unbekannt. Der Erfolg der Erregung der Endorgane, ebenso jeder beliebigen Erregung der Geschmacksnerven, sind die Geschmacksempfindungen, die sich der Intensität und dem Character nach unterscheiden. Die Intensität hängt ab von der Stärke, der Dauer der Erregung und von der Zahl der erregten Fasern. Geschieht die Erregung durch eine schmeckende Substanz, so muss demnach der Geschmack um so intensiver sein,

1. je erregungsfähiger die Substanz ist, 2. je concentrirter sie einwirkt, 3. je länger sie einwirkt, 4. je grössere Flächen des Geschmacksorgans sie berührt, 5. je erregbarer die Nervenenden sind. Die Schmeckbarkeit scheint durch Reiben erhöht zu werden, vielleicht weil dies das Eindringen in die mit Schmeckbechern besetzten Spalträume befördert. Durch welche Eigenschaften der schmeckenden Körper die verschiedenen empirisch bekannten, undefinirbaren Charactere des Geschmacks, der süsse, bittere, saure, alkalische, salzige, faulige, bedingt sind, weiss man nicht; die verschiedenen süss schmeckenden Stoffe, z. B. Zuckerarten, Glycerin, Glycin, Bleisalze, Beryllsalze u. s. w., gehören den verschiedensten Körpergruppen an und zeigen in ihren anderen Eigenschaften keine Uebereinstimmung.

Das Princip der specifischen Energie erfordert die Annahme verschiedener Geschmacksfasergattungen, um die verschiedenen Geschmacksqualitäten zu erklären. Wie viele solche Gattungen und mit welchen Grundqualitäten anzunehmen sind, dafür fehlt es vor der Hand an jedem sicheren Anhalt.

In Bezug auf den Geschmack von Substanzen chemischer Gruppen lässt sich anführen: der saure Geschmack der löslichen Säuren; der süsse Geschmack aller mehratomigen Alkohole, welche soviel OH-Gruppen als C-Atome enthalten (hierzu gehören: $C_2H_4(OH)_2$ Glycol; $C_3H_5(OH)_3$ Glycerin; $C_4H_6(OH)_4$ Flechtenzucker; $C_6H_8(OH)_6$ Mannit; $C_6H_6(OH)_6$ Traubenzucker; der bittere Geschmack der complicirteren Zuckerverbindungen (Glucoside), vieler Alkaloide u. s. w.

In der Nähe der Papillae circumvallatae und foliatae finden sich auffallend viele Eiweissdrüsen (p. 99), von denen eine Beziehung zur Geschmackserregung vermuthet wird (v. Ebner).

Erregungen der Geschmacksnerven selbst sind beim Menschen nur auf electrischem Wege zu bewerkstelligen. Sendet man einen aufsteigenden Strom durch die Geschmacksnerven (z. B. indem man die positive Electrode einer Kette an die Zungenspitze, die negative aber an irgend einen andern Körpertheil, etwa an die Hand, anlegt), so empfindet man einen deutlich sauren Geschmack; ist der Strom absteigend gerichtet, so ist der Geschmack brennend und wird als laugenhaft (alkalisch) bezeichnet (Sulzer). Wenn es sich hier wirklich um directe Erregung der Nerven durch den Strom handelte, so widerspräche das Auftreten verschiedener Geschmäcke je nach der Stromrichtung einigermassen dem Princip der specifischen Energieen. Man hat deshalb versucht, den Erfolg als ein Schmecken electrolytischer Producte, die in der Zunge abgeschieden werden, zu deuten. Der Einwand, dass der Geschmack auch dann ebenso eintritt, wenn man den Strom der Zunge nicht durch Anlegen von Metall, sondern durch Vermittelung feuchter Leiter zuführt (Volta, Rosenthal), kann diese Deutung nicht widerlegen, weil auch an der Grenze zweier feuchter Leiter, und speciell zwischen Nerveninhalt und Hülle (p. 267), Electrolyte abgeschieden werden können.

Ueber subjective Geschmacksempfindungen ist nichts Näheres bekannt, obwohl ihr Vorkommen festgestellt ist (Nachgeschmack etc.). Von den subjectiven Empfin-

dungen sind die durch gewisse Zustände der Mundschleimhaut bewirkten Geschmackserregungen zu sondern („perverse“ Geschmacksempfindungen bei Catarrhen etc.).

C. Der Geruchssinn.

I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven.

Die Regio olfactoria bildet einen braungelb gefärbten, und beim Menschen, wenigstens in grösserer Ausdehnung, nicht flimmernden Theil der Nasenschleimhaut, welcher die enge Spalte zwischen der oberen Hälfte der Nasenscheidewand und der Lamina concharum (obere und mittlere Muschel) auskleidet. Mit diesem Raume communiciren direct die hinteren Siebbeinzellen, indirect auch die vorderen sowie die Stirn-, Keilbein- und Kieferhöhlen, welche in den Hohlraum hinter dem freien Ende der Lamina concharum einmünden. Der grössere, untere Theil der Nasenschleimhaut (Schneider'sche Haut) gehört zum Respirationsapparat, und ist roth, flimmernd, mit fast cavernöser Gefässentwicklung versehen und daher sehr schwellbar.

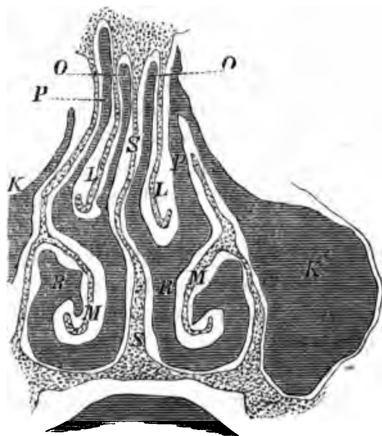


Fig. 41.

Figur 41 stellt einen frontalen Schnitt durch die Nasenhöhle dar; die Ebene geht durch die Mitte des Augapfels und den 1. Backzahn (nach Braune & Clasen). *O* ist die Riechspalte, *RP* der respiratorische Theil der Nasenhöhle, *SS* die wie gewöhnlich verkrümmte Nasenscheidewand, *M* die untere Muschel, *L* die Lamina concharum. Die Räume *O* und *P* laufen hinten in den allgemeinen Nasenraum zusammen und in diesen Theil münden die meisten Nebenhöhlen. In der Figur trifft der Schnitt rechts die Mündung der Kieferhöhle *K*. Die weiss gelassene Schleimhaut wird durch Injection viel dicker und dadurch die Hohlräume viel enger.

Das Sinnesepithel der Regio olfactoria, zu welchem die aus Fibrillenbündeln bestehenden Fasern der Olfactorii sich begeben, besitzt specifische Zellen, welche vermuthlich, wenigstens zum Theil, mit den Nervenfasern zusammenhängen, und an der Oberfläche bei Vögeln und Amphibien mit langen, unbeweglichen Haaren (Riechhaare, Max Schultze) bekleidet sind. Bei Säugethieren werden theils ähnliche Haare angenommen, theils sind wirkliche Flimmerhaare beobachtet, welche auch bei den anderen Classen neben den Riechhaaren vorkommen, aber wie es scheint nicht den eigentlichen Sinneszellen zukommen. Die Schleimdrüsen der Riechhaut sind tubulös, beim Menschen aber acinös wie die der Schneider'schen Haut.

Beim Menschen ist, im Vergleich zu den meisten Thieren, das Geruchsorgan von geringer Ausbildung, sowohl was die Entwicklung des Bulbus (Lobus olfactorius) und die Oberflächengrösse der Muscheln, als was die Leistungen (z. B. im Vergleich zum Hunde) betrifft.

II. Die Geruchserregung.

Das Geruchsorgan wird ausschliesslich durch Gase und Dämpfe in Erregung versetzt; Anfüllung der Nasenhöhle mit stark riechenden Flüssigkeiten (in Rückenlage bei herabhängendem Kopfe) bewirkt keinen Geruch (E. H. Weber). Die riechenden Dämpfe müssen, um wahrgenommen zu werden, in einem Strome die Nase passiren, oder wenigstens hört der Geruch nach einmaliger Anfüllung der Nase sogleich wieder auf, und kehrt erst auf neue Einführung wieder, vielleicht weil die Substanz sehr rasch absorbirt und verbraucht wird (Fick). Häufiges Einziehen (Schnüffeln) befördert daher das Riechen. Der Geruch ist beim Einziehen von vorn lebhafter, als wenn man die Dämpfe durch den Mund einathmet und durch die Choanen in die Nase treibt; er fehlt aber keineswegs im letzteren Fall. Es scheint, dass beim Einathmen durch die Nasenlöcher ein grösserer Bruchtheil dem Riechorgan zugeleitet wird (Bidder). Die zum Riechen nöthigen Substanzmengen sind ausserordentlich gering. Die lufthaltigen Nebenhöhlen der Nase besitzen keine specifische Ausstattung, welche auf Geruchsvermögen schliessen liesse.

Den Nebenhöhlen wird von Einigen die Bedeutung zugeschrieben, das Uebergewicht des Kopfes nach vorn (p. 229) geringer zu machen. Andre meinen, dass sie, indem sie an der inspiratorischen Luftverdünnung (p. 88) Theil nehmen, nachher wieder Luft in sich einsaugen, und die eingesogene Luft nun über die Regio olfactoria zu streichen genöthigt ist (Braune & Clasen). Hiergegen spricht aber, dass man grade beim Inspiriren am stärksten riecht, und dass ferner die meisten Nebenhöhlen mit dem geräumigeren mittleren Nasengang in ebenso directer Beziehung stehen wie mit der Regio olfactoria, auf letztere also wenig wirken können.

Die Art der Erregung der Nervenendorgane durch die Riechstoffe ist vollkommen unverständlich. Den Riechhaaren schreibt man deshalb eine Bedeutung für diesen Vorgang zu, weil sie durch Wasser leicht zerstört werden (M. Schultze) und andererseits Anfüllung der Nasenhöhle mit Wasser das Geruchsvermögen für einige Zeit aufhebt (E. H. Weber). Ob das den riechenden Dämpfen eigene starke Wärmeabsorptionsvermögen (Tyndall) eine Rolle spielt, ist höchst zweifelhaft. Die Ursache des besonderen Characters eines Geruches ist ebenso unbekannt, wie die der Riechbarkeit überhaupt; auch giebt

es keinerlei Eintheilung oder Scala, ja nicht einmal Namen für die verschiedenen Gerüche, sondern wir bezeichnen sie nur nach irgend einem Körper, dem sie eigenthümlich sind, und dessen wir uns bei der Empfindung des gleichen oder ähnlichen Geruchscharacters erinnern. Es ist deshalb auch unmöglich, etwa eine Anzahl elementarer Geruchsarten anzugeben, aus welchen sich die Gerüche zusammensetzen, und welchen nach dem Princip der specifischen Energie eine gleiche Anzahl von Geruchsfasergattungen entsprechen würde.

Dass auch mechanische, electrische u. s. w. Erregung der Olfactorii Geruchsempfindungen veranlasst, ist nach der Analogie aller übrigen Sinnesnerven kaum zweifelhaft, aber noch nicht sicher experimentell erwiesen: der fast einzig sichere Weg, den Olfactoriis electrische Stromzweige zuzusenden, ist der, die Nasenhöhle mit Wasser zu füllen und in dieses die eine Electrode zu tauchen; hier aber verursacht die gleichzeitige Erregung der sensiblen Trigeminuszweige so heftige Schmerzen, dass über Geruchsempfindungen nicht zu entscheiden ist (Rosenthal). Der Trigeminus wird auch durch manche etwas ätzende Riechstoffe mit erregt, was zu der irrthümlichen Behauptung Anlass gegeben hat, dass auch nach Zerstörung der Olfactorii noch Geruchsvermögen vorhanden sei.

Ueber subjective Geruchsempfindungen ist nicht viel ermittelt; gewisse krankhafte Zustände der Nase (Schnupfen etc.) heben das Geruchsvermögen zeitweise auf, und bringen selbst abnorme Geruchseindrücke hervor. Ueber „Nachgerüche“ ist so gut wie Nichts bekannt. Verf. bemerkt nach gewissen lebhaften Gerüchen, z. B. nach cadaverösen, dass jede innerhalb einiger Stunden folgende unangenehme Geruchsempfindung auf das deutlichste den Character der ersten hat, und zwar ohne dass Etwas an den Kleidern oder dgl. haften geblieben wäre. — Ueber die Beziehungen beider Nasenhöhlen zu einander weiss man nur, dass die Erregung beider durch verschiedene Gerüche gewöhnlich nicht zu einem einzigen Eindrucke verschmolzen wird, sondern einen gewissen Wettstreit der beiden Wahrnehmungen verursacht (Valentin).

D. Der Gehörssinn.

I. Das Gehörorgan im Allgemeinen.

Sowohl die anatomische Verfolgung des Acusticus, als auch die Thatsache, dass Menschen mit zerstörtem äusseren oder mittleren Ohr noch hören können, lehrt, dass die Aufnahmeapparate (p. 323) des Hörnerven im inneren Ohre oder Labyrinth liegen, das mittlere und äussere Ohr also nur physicalische Hülfsapparate darstellen. Die Schallwahrnehmung durch das innere Ohr, welches in das Felsenbein eingeschlossen ist, erfordert nur, dass der Schall dem Felsenbein zugeleitet wird, und dies kann auch nach Zerstörung oder Ausschaltung der übrigen Ohrtheile durch Knochenleitung geschehen. Hält man bei ver-

schlossenen Gehörgängen eine schwingende Stimmgabel an die Zähne oder setzt man dieselbe auf den Scheitel, so wird ihr Ton deutlich gehört, indem die Schwingungen durch die Kopfknochen dem Felsenbein und dem Labyrinth zugeleitet werden. Bei den im Wasser lebenden Thieren beschränkt sich der Gehörapparat auf das Labyrinth.

Beim Menschen und überhaupt bei den an der Luft lebenden Geschöpfen findet sich eine Hülfsvorrichtung, welche den durch die Luft zugeleiteten Schallwellen eine günstige Leitung zum Labyrinthe bietet. Durch blosse Kopfknochenleitung ist dieser Schall, wie der Versuch mit verschlossenen Gehörgängen zeigt, nur bei sehr grosser Intensität hörbar. Das Princip der Zuleitung besteht in der Aufnahme des Schalles durch eine Membran, das Trommelfell, und Weiterleitung von dieser zum Labyrinth durch feste Körper. Den Zugang zum Trommelfell gewährt dem Schall das äussere Ohr, die Weiterleitung zum Labyrinth besorgt das mittlere Ohr.

II. Die Functionen des äusseren Ohres.

Das äussere Ohr besteht aus einem nach oben convex gekrümmten, frontal verlaufenden Rohr von hochelliptischem Querschnitt, dem (äusseren) Gehörgang, welcher 24 mm. lang, in seinen inneren zwei Dritteln knöchern, im äusseren Drittel knorpelig ist; und einem aussen angesetzten unregelmässigen flachen Trichter, der Ohrmuschel, deren Grundlage aus Knorpel besteht. Die Ohrmuschel kann durch Muskeln sowohl in ihrer Form etwas verändert, als auch im Ganzen etwas verstellt werden, indess sind namentlich die das Erstere besorgenden Muskeln beim Menschen und vielen domesticirten Thieren gänzlich ungeübt.

Der Gehörgang muss zweifellos als ein Leitungsrohr betrachtet werden, welches den Schall etwa wie die Sprechröhren in Häusern, wegen totaler Reflexion von den Wänden, ungeschwächt dem am inneren Ende ausgespannten Trommelfell zuleitet. Seine Verschliessung schwächt das Hören sehr beträchtlich. Ueber die Ohrmuschel können Versuche am Menschen, bei welchem sie offenbar verkümmert ist, nichts Wesentliches aussagen; bei Thieren dient sie offenbar als Schalltrichter, welcher die Schallwellen der grösseren Eingangsfläche auffängt, und sie durch Reflexion dem Gehörgang zuleitet. Ihre Stellung beim Menschen begünstigt etwas die Reflexion der von vorn kommenden Schallwellen gegen den Gehörgang, was möglicherweise zur Beurtheilung der Schallrichtung etwas beiträgt (s. unten sub IV. 6).

Versuche, bei welchen die ganze Ohrmuschel bis auf den durch eine Röhre verlängerten Gehörgang mit einer weichen Masse ausgefüllt war, haben keine merkliche Schwächung des Gehörs ergeben, also (für den Menschen) die reflectorische Function der Ohrmuschel unwahrscheinlich gemacht (Harless); Andere freilich kamen zu entgegengesetzten Resultaten (Schneider). Fehlen der Ohrmuschel bedingt keine Schwächung des Gehörs. Gegen die Reflexion überhaupt, sowohl an der Ohrmuschel wie am äussern Gehörgang, wird angeführt, dass die Dimensionen dieser Organe zu klein sind im Verhältniss zur Wellenlänge des Schalls (Mach). — Künstliche Reflectoren von bedeutender Wirkung (für Schwerhörige) sind die Hörrohre, röhrenförmige, mit einem Trichter endende Verlängerungen des Gehörgangs. Die Stethoscope sind ebenfalls röhrenförmige Verlängerungen des Gehörgangs, welche mit dem andern Ende den tönenden Körper berühren; bei ihnen ist indess ein grosser, vielleicht der grösste Theil der Wirkung auf die Leitung der Wände zu beziehen.

III. Die Functionen des mittleren Ohres.

1. Das Trommelfell.

Das Trommelfell hat die Gestalt eines flachen Kegels, dessen Meridiane wegen der Spannung der circulären Fasern nicht grade, sondern nach Aussen convex sind (vgl. Fig. 42), und wird durch den Hammergriff, der von oben her in radialer Richtung zwischen seine Lamellen eingeschoben ist, in die Paukenhöhle hineingezogen. Die vom Trommelfellrand gebildete Ebene steht schief gegen die Axe des Gehörgangs, oben nach aussen, unten nach innen geneigt. Als gespannte Membran nimmt das Trommelfell die auftreffenden Schallwellen leicht auf und geräth dadurch in Transversalschwingungen. Weiteres über die Mechanik des Trommelfells s. sub 2.

Die Luftheilchen schwingen longitudinal, d. h. in der Fortpflanzungsrichtung des Schalls; hierdurch entstehen abwechselnde Verdünnungs- und Verdichtungsschichten, die zur Schwingungsrichtung senkrecht liegen (concentrische Kugelschalen um den Ausgangspunct des Schalls). Der Abstand zweier benachbarter Schichten gleicher Phase heisst Wellenlänge ($l = c\ t = \frac{c}{n}$, worin l die Wellenlänge, c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, t die Dauer einer ganzen Schwingung, n die Zahl der Schwingungen in der Secunde). Treffen Luftwellen einen festen Körper, so schwingen dessen Theilchen in der gleichen Richtung weiter, es entstehen also auch in dem Körper Longitudinalschwingungen mit Verdichtung und Verdünnung. Ist aber die Dimension des Körpers in der Richtung der Schwingungen sehr klein im Vergleich zur Wellenlänge, so dass seine Theilchen keine merkliche Phasendifferenz besitzen, so schwingt der Körper in toto hin und her; dies ist also der Fall, wenn dünne Platten oder Membranen senkrecht zu ihrer Fläche von Schall getroffen werden. Man nennt diese Schwingungen Transversalschwingungen (transversal zur grössten Dimension, nicht zu verwechseln mit zur Fortpflanzungsrichtung transversalem Schwingen wie beim Licht). Da solches in toto Schwingen viel geringeren Widerstand findet, als Verdichtung und Verdünnung, so sind dünne Platten wie

das Trommelfell zur Aufnahme senkrecht auffallenden Schalls besonders geeignet. Natürlich können auch solche Körper longitudinal schwingen, nämlich, wenn ihnen vom Rande her Schwingungen mitgetheilt werden, z. B. dem Trommelfell von der Wand des äusseren Gehörganges.

2. Die Gehörknöchelchen.

Die Gehörknöchelchen, Hammer, Amboss und Steigbügel, bilden eine starre Verbindung zwischen dem Trommelfell und der das Labyrinth abgrenzenden Membran des ovalen Fensters, durch welche die Schwingungen der ersten Membran auf die letztere übertragen werden.

Der Hammer wird durch eine Bandmasse getragen, welche von vorn nach hinten durch die Trommelhöhle gespannt ist und zugleich seine Drehaxe bildet (Axenband, Helmholtz); sie besteht aus zwei an den Hals des Hammers sich inserirenden Bändern: einem vorderen, an die Spina tympanica ant. angehefteten, und einem hinteren, welches die Verlängerung des vorderen bildet. Um diese Axe wird der Hammer durch die seinem Griff sich mittheilenden Bewegungen des Trommelfells gedreht, und sammt ihm der mit ihm articulirende Amboss; letzterer wird wesentlich vom Hammer getragen, ist aber durch seinen kurzen Fortsatz dergestalt mit der hinteren Trommelhöhlenwand verbunden, dass er die Bewegungen des Hammers etwas modificirt, so dass beide zusammen einen complicirten Winkelhebel bilden, und der Nabel des Trommelfells nur vertical zu dessen Randebene sich bewegen kann. Der lange Ambossfortsatz, dessen Ende mit dem Steigbügel articulirt, schwebt etwas nach innen vom Hammergriff, dem er stets annähernd parallel bleibt. Die Spannung des Axenbands bewirkt als Gleichgewichtsstellung des Hammergriffs und Trommelfells das Hineinragen beider in die Paukenhöhle. Das Gelenk zwischen Hammer und Amboss ist sattelförmig; der Körper des Amboss umfasst die convex-concave Gelenkfläche am Halse des Hammers. Die Gelenkflächen sind mit einer Art von Sperrzahn versehen, so dass Einwärtsdrehungen des Hammers dem Amboss genau mitgetheilt werden, Auswärtsbewegungen aber nicht; der Steigbügel kann daher durch letztere nicht aus dem ovalen Fenster herausgerissen werden; gegen das zu starke Hineintreiben schützt die Spannung des Trommelfells selbst (Helmholtz).

Zur Veranschaulichung des Trommelfells, der Gehörknöchelchen und der Paukenhöhle diene die Figur 42 (auf der folgenden Seite). Dieselbe stellt (nach Hensen) einen frontalen Schnitt durch das linke Ohr dar, bei viermaliger Vergrösserung. Der Schnitt geht dicht hinter dem Hammergriff hindurch, und das Präparat ist von hinten betrachtet, so dass z. B. der vor dem Schnitt liegende Hammer und

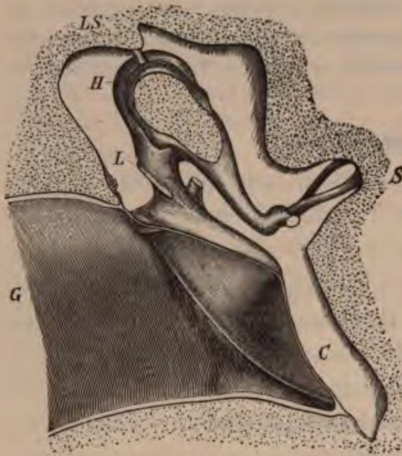


Fig. 42.

ein Theil des Amboss in hinterer Ansicht erscheinen. *G* ist der Gehörgang, *C* die Paukenhöhle. Man sieht die Wölbung und den Anheftungsrand des Trommelfells, welches oben durch den kurzen Hammerfortsatz etwas nach aussen gedrückt ist. Am Hammerhalse ist bei *L* eine Leiste zum Ansatz von (abgeschnittenen) Ligamenten. *H* Kopf des Hammers, *L S* Lig. superius. Am Amboss sieht man die Sperrzähne, und die Sägefläche des kurzen Fortsatzes. Am Hammerstiel sieht man den Stumpf der Tensorsehne, ebenso am Steigbügelkopf den Stumpf des Stapedius.

3. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln.

Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter Hohlraum, welcher den Gehörknöchelchen freien Spielraum gewährt; sie communicirt mit den Warzenzellen (Bedeutung unbekannt), und ferner mit dem Nasenrachenraum durch die Tuba Eustachii. Die letztere ist in der Ruhe in ihrem knorpelig-membranösen Theile geschlossen, öffnet sich aber bei jeder Schluckbewegung, wahrscheinlich auch beim Gähnen, und giebt auch bei tiefer Inspiration und bei der Stimmgebung etwas nach. Bei jeder Oeffnung der Tuba hat die Paukenhöhlenluft Gelegenheit, ihre Spannung mit dem äusseren Luftdruck auszugleichen (s. unten). Zugleich dient die nach aussen flimmernde Tubenschleimhaut (p. 218) als Abzugscanal für den Schleim etc. der Paukenhöhle.

Der Tubencanal ist 35 mm. lang, im hinteren Drittel knöchern und hier permanent offen. Die vorderen zwei Drittel bilden einen vertical gestellten Spaltraum, dessen Höhe nach vorn zunimmt (hinten 2, vorn 9 mm.). Fig. 43 stellt einen vergrösserten Durchschnitt durch die Mitte der Tuba dar, T ist das spaltförmige Lumen derselben. Die mediane Wand wird von einem Knorpel *a* dargestellt, welcher oben nach aussen umbiegend (der sog. Knorpelhaken *b*) auch einen Theil der lateralen Wand bildet; den Rest der letzteren bildet eine dem Knorpel anliegende Membran. Der Verschluss ist nachgiebig, wie der Valsalva'sche Versuch beweist (s. unten); ausserdem kann vom unteren Nasengang aus, welchem die Tubenöffnung gegenüberliegt, ein Catheter in die Tuba eingeschoben werden. Muskeln, welchen die Eröffnung der Tuba zugeschrieben wird, sind der Tensor palati mollis (Sphenostaphylinus) und der Levator palati mollis (Petrostaphylinus). Der erstere *c* entspringt zum



Fig. 43.

Theil von dem Knorpelhaken *b*, nach Einigen auch von der lateralen Tubenwand selbst, welche er demnach von der medianen abziehen könnte. Manche sprechen ihm, da seine Hauptzugrichtung nach unten und innen geht, überhaupt die Oeffnungswirkung ab. Jedoch wäre es möglich, dass er durch Herabziehen des Knorpelhakens die laterale Tubenwand schlaff macht, und dadurch dem Luftdruck die Oeffnung ermöglicht. Noch unklarer ist die öffnende Wirkung des Levator, welcher der Tube nur entlang läuft; *d* stellt seinen Querschnitt dar; man sieht beim Schlucken durch seine Contraction einen queren Wulst im unteren Theil des Tubenostium sich erheben (*LW*, Fig. 8, p. 128), während gleichzeitig der sog. Tubenwulst medianwärts und etwas nach oben rückt. Auch ohne Bewegung des Gaumensegels soll Oeffnung der Tuba möglich sein (Yule). Der Ansicht, welche für gewöhnlich Schluss und nur beim Schlingen Oeffnung annimmt (Toynbee, Politzer, Moos u. A.), steht die Behauptung beständigen Offenseins (Rüdinger, Lucae), ja der Schliessung beim Schlingen (Cleland, Lucae) gegenüber. Dass man im geschlossenen Raum bei starken Luftdruckschwankungen eine Bewegung des Trommelfells fühlt (Mach & Kessel), beweist nicht viel, da dies auch bei Offensein der engen Röhre eintreten würde (Lucae). Vgl. auch unten sub 4. — Dass die Tuba zum Hören der eigenen Stimme diene, ist unwahrscheinlich, da sie wahrscheinlich gewöhnlich geschossen ist, und die Stimme grade bei ihrer Oeffnung abnorm klingt. — Für kräftige Schallübertragung ist Geschlossensein der Tuba von Vortheil, ebenso die Communication der Paukenhöhle mit den unregelmässigen Hohlräumen der Cellulae mastoideae etc. (Mach & Kessel).

Durch In- oder Exspiration bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung kann Luft durch die Tuba aus der Paukenhöhle ausgesogen resp. in dieselbe eingetrieben werden (Valsalva'scher Versuch). Der zur Ueberwindung des Tubenverschlusses nöthige Druck kann am besten im pneumatischen Cabinet gemessen werden; er beträgt zum Eintreiben über 200, zum Aussaugen nur 20—40 mm. Hg, die Tuba wirkt also ventilartig; beim Schlucken gelingt das Eintreiben schon unter 20 mm.; der Valsalva'sche Versuch trägt schon an sich zur Lockerung des Tubenverschlusses bei (Hartmann). Oefteres Schlucken vermindert auch die beim Eintritt in comprimirte Luft (Fundamentirungsschachte) auftretenden Trommelfellbeschwerden.

Durch Luftdruckschwankung in der Paukenhöhle kann das Trommelfell an der Spitze des Hammergriffs um 0,76, der lange Ambossfortsatz um 0,21, die Steigbügelplatte um 0,25 mm. ihre Stellung ändern; die Bewegungen durch positiven Druck sind 2—3mal so gross als beim Saugen (Weber-Liel, F. Bezold).

Die Sehne des Tensor tympani, welche, nachdem sie über ihre Rolle gegangen, einen rechten Winkel mit dem Hammergriff bildend sich dicht unter der Drehaxe des Hammers ansetzt, zieht bei der Contraction des Muskels den Hammergriff sammt dem Trommelfell weiter nach innen, wodurch das letztere stärker gespannt wird. Die vom Trigeminus abhängige Contraction kann von Manchen willkürlich

hervorgerufen werden (J. Müller); ferner erfolgt sie als Mitbewegung bei kräftiger Contraction der Kaumuskeln (Fick). Am Hunde lässt sich eine auf jeden Ton oder Geräusch erfolgende reflectorische Contraction durch in die Sehne oder den Hammer eingestochene feine Nadeln nachweisen (Hensen & Bockendahl). Der Nutzen der Contraction für das Hören im Allgemeinen könnte in festerem Anschluss der Knöchelchengelenke oder auch in der Spannungszunahme des Trommelfells liegen (s. unten). Nach Aufhören der Contraction kehren Trommelfell und Hörknöchelchen durch elastische Kräfte wieder in ihre Gleichgewichtslage zurück.

Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels, rechtwinklig gegen dessen Ebene sich ansetzende kleine Stapedius, welcher vom Facialis innervirt wird, zieht das Amboss-Steigbügelgelenk nach hinten; die Folgen hiervon sind nicht klar; Manche schreiben ihm eine Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen, also eine gegen den Tensor antagonistische, trommelfellerschlaffende Wirkung zu (Politzer).

Viele Personen können willkürlich ein knackendes Geräusch im Ohre hervorbringen, welches früher mit der Contraction des Tensor tympani in Zusammenhang gebracht wurde (Muskelgeräusch oder plötzliche Trommelfellspannung). Gegen diese Erklärung spricht, dass das Geräusch nicht mit Einziehung des Trommelfells (nachweisbar an einem in den Gehörgang eingepassten Manometer) verbunden ist (Politzer, Löwenberg). Man leitet es daher von plötzlicher Oeffnung der Tuba Eustachii ab.

4. Die Schallleitung im mittleren Ohre.

Da die Dimensionen des ganzen schallleitenden Apparats im Verhältniss zur Wellenlänge der hörbaren Töne sehr klein sind, so muss man annehmen, dass alle Theile gleichzeitig in gleicher Phase begriffen sind, also als Ganzes hin und herschwingen (E. Weber, Helmholtz). Die schwingenden Theile des Ohres verhalten sich also dem Schall gegenüber wie ein Resonator. Die künstlichen Resonatoren werden nur durch solche Töne in Schwingungen versetzt, welche mit ihrem Eigenton nahe übereinstimmen. Dass im Gegensatz zu diesem Verhalten das Ohr nicht bloss auf jeden Ton gleich gut reagirt, sondern auch jedem Klang und jedem Geräusch auf das genaueste folgt, ist die wichtigste Thatsache der Acustik. Wenn auch im Ohr eine Zerlegung jedes Schalls in einfache Bestandtheile durch eine Reihe von Resonatoren stattfindet (s. unten), so muss doch vor dieser Zerlegung die Leitung den Schall in all seinen Details erhalten, die äusseren schallleitenden Theile also, besonders das Trommelfell, als dessen

mehr passive Anhängsel Gehörknöchelchen und Labyrinthwasser betrachtet werden können, wesentlich andere Eigenschaften besitzen als gewöhnliche Resonatoren, z. B. gespannte Membranen. Geringe Masse und grosse Widerstände scheinen die Hauptmomente, welche den Einfluss des Eigentons abschwächen, gerade wie bei den Wellenzeichnern (p. 55) den Einfluss der Trägheitsschwingungen. Ausserdem aber scheint ein wesentliches Moment, dass schon die kleinsten Elongationen zur Erregung der höchst empfindlichen Hörnervenendigungen ausreichen, und für sehr kleine Elongationen der Einfluss des Eigentons sehr gering ist. Ja es werden sogar Vorrichtungen angegeben, welche die Grösse der Elongation vermindern, während entsprechend an Kraft gewonnen wird. So hat die Krümmung der Trommelfellmeridiane (p. 342), wie theoretische Betrachtung lehrt, die Folge, dass die auf die Fläche wirkenden Stösse den Nabel des Trommelfells so bewegen, als ob sie am Ende eines sehr langen, dieser aber am Ende eines sehr kurzen Hebelarms angebracht wäre; ferner wirkt in gleichem Sinne, dass von der Axe ab gerechnet der Hammergriff 1,5 mal so lang ist als der lange Ambossfortsatz (Helmholtz); endlich ist die Kleinheit der Membran des ovalen Fensters im Verhältniss zum Trommelfell ein ähnliches Moment.

Obgleich das Trommelfell allen Schwingungen genau folgt, so hat doch sein Eigenton insofern einigen Einfluss, als gesteigerte Spannung (welche den Eigenton erhöht) hohe Töne stärker wirksam macht. Auf diese Weise ist also eine Art Accommodation an höhere Tonlagen möglich, über deren wirkliches Eintreten aber nichts Sicheres bekannt ist. Ausserdem vermindert höhere Spannung die Intensität der Schwingungen, wirkt also dämpfend (J. Müller). Die Spannung des Trommelfells wird vermehrt durch Contraction des Tensor tympani, vielleicht vermindert durch den Stapedius (p. 346). Ausserdem wird die Stellung und Spannung des Trommelfells durch den Luftdruck in der Paukenhöhle verändert, dessen Ausgleichung mit dem äusseren (p. 344 f.) daher sehr wichtig ist.

Neben der Accommodation des Trommelfells für hohe Töne durch Tensorcontraction, soll auch eine solche für tiefe Töne durch Stapediuscontraction möglich sein; erstere tritt als Mitbewegung bei der Kieferpresse (p. 346), letztere ebenso bei kräftigem Lidschluss ein (Lucae).

Die Membran des runden Fensters bildet neben der des ovalen eine zweite Abgrenzung zwischen Paukenhöhle und Labyrinthwasser; auf Druck gegen die letztere wölbt die erstere sich hervor, da das

Labyrinthwasser in eine sonst unnachgiebige Höhle eingeschlossen ist. Ohne das runde Fenster würde der Steigbügel keine Bewegungen machen können, jede Bewegung des Trommelfells würde die Membran des ovalen Fensters und das Labyrinthwasser gefährden. Unrichtig ist aber die Vorstellung, dass auch bei den zum Hören nöthigen Schwingungen des Steigbügels die Membran des runden Fensters jedesmal in entgegengesetzter Richtung auszuweichen habe; die Amplituden sind hierzu viel zu gering. Ueberhaupt bestehen vielleicht die Oscillationen der Gehörknöchelchen gar nicht in Drehungen um deren Axe, sondern die Axe schwingt möglicherweise mit. Die ganze oben besprochene Mechanik könnte lediglich den Zweck haben, Verstellungen des Trommelfells ohne Gefährdung des Labyrinths zu ermöglichen. Als zweiter Zugang zum Labyrinth kann auch das runde Fenster Schwingungen zuleiten, wie durch directe Beobachtung seiner Membran bei verschlossenem ovalen Fenster nachweisbar ist (Weber-Liel).

Wie normal die Luftschwingungen durch das Trommelfell auf die schwingenden Theile des Gehörorgans übertragen werden, so geschieht auch das Umgekehrte, wenn das Gehörorgan primär (durch Knochenleitung, z. B. die eigene Stimme) in Schwingungen versetzt wird. Diese Ableitung schwächt die Schwingungen des Ohres (Mach). Verhindert man sie, durch Schliessen des Gehörgangs, so hört man daher den durch Knochenleitung zugeführten Schall und die eigene Stimme stärker (Weber).

III. Die Functionen des inneren Ohres.

1. Die Nervenendigungen im Labyrinth.

Die Endapparate des Hörnerven sind an der inneren Oberfläche geschlossener Hohlorgane angebracht, welche das Labyrinth grossentheils ausfüllen. Beim Menschen sind zwei getrennte Systeme solcher Organe zu unterscheiden: 1. der Utriculus (Sacculus hemiellipticus) mit den häutigen drei Bogengängen, welche die halbkreisförmigen Kanäle fast ganz ausfüllen; 2. der Sacculus (Sacc. hemisphaericus) mit dem Canalis cochlearis der Schnecke; der letztere Raum wird dadurch gebildet, dass von der knöchernen Schneckentreppe (*L. o.*, Fig. 45) zwei Membranen zur gegenüberliegenden Schneckenwand abgehen, die Membr. basilaris *M. b.* und die Reissner'sche Membran *M. R.*; der zwischen beiden bleibende Canal *C. C.* ragt am unteren Schneckenende in den Vorhof hinein, und ist hier durch den feinen Canalis reuniens (Hensen) mit dem Sacculus verbunden. Beide Systeme sind von continuirlichem Epithel ausgekleidet und mit einer zähen Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt. Der Rest des knöchernen Labyrinths, also der Vorhof ausserhalb der Otolithensäckchen, der enge Raum der Bogengänge ausserhalb ihrer Häute, endlich die beiden den Can. cochlearis einschliessenden Schneckentreppen, die obere, Scala vestibuli *Sc. Ve.*, die untere, mit dem runden Fenster endende Scala tympani *Sc. ty.*, sind mit dem eigentlichen dünnflüssigen Labyrinthwasser (Perilymphe)

erfüllt; die Endolymphe kann dem Glaskörper, die Perilymphe dem Humor aqueus des Auges verglichen werden. Figur 44 stellt das innere Ohr schematisch dar.

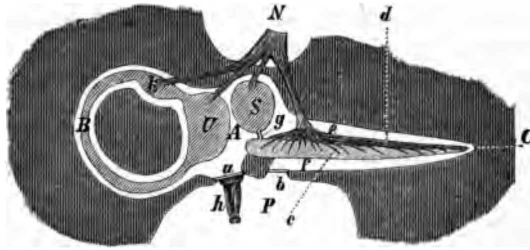


Fig. 44.

A Vorhof, B ein Bogengang, C Schnecke, aufgewickelt dargestellt. P Paukenhöhle, U Utriculus, S Sacculus, N Hörnerv, a Membran des ovalen Fensters, b Membran des runden Fensters, c Canalis cochlearis, d Lamina spinalis ossea, e Scala vestibuli, f Scala tympani, g Canalis reuniens, h Steigbügel, k Ampulle. — Das senkrecht Schraffirte ist Knochen, das schräg Schraffirte Endolymphe, die weiss gelassenen Felder im Labyrinth Perilymphe.

Der Hörnerv besitzt Endorgane: 1. In den Ampullen der Bogengänge, und zwar in einer mit einem Nervenepithel versehenen halbkreisförmigen Falte derselben (Crista acustica) an der der Concavität des Bogengangs entsprechenden Seite. Auf dem Nervenepithel stehen lange feine Haare oder Borsten, welche sehr weit in die Ampulle hineinragen (M. Schultze); die Art der Nervenendigung und des Zusammenhangs der Haare mit dem Epithel ist noch nicht ganz sicher festgestellt. 2. In den Vorhofs- oder Otolithensäckchen (Utriculus und Sacculus). Auch hier endigt der Nerv in einer Crista oder (bei den Säugethieren) Macula acustica, welche mit kürzeren Haaren besetzt ist, und welcher der Otolith oder das Otolithenpulver (Otokonia) anliegt; letztere Gebilde bestehen aus microscopischen Krystallen von Kalkcarbonat in Arragonitform, die kleinsten Krystalle mit Molecularbewegung; bei Fischen und Wirbellosen sind die Krystalle zu einem harten Conglomerat vereinigt. 3. Im Corti'schen Organ des Canalis cochlearis (*C. C.*, Fig. 45). Die Fasern des in die Spindel eintretenden Schneckennerven treten durch die radiären Kanälchen *N N* der Lamina ossea in den Canalis cochlearis ein und begeben sich zu einer

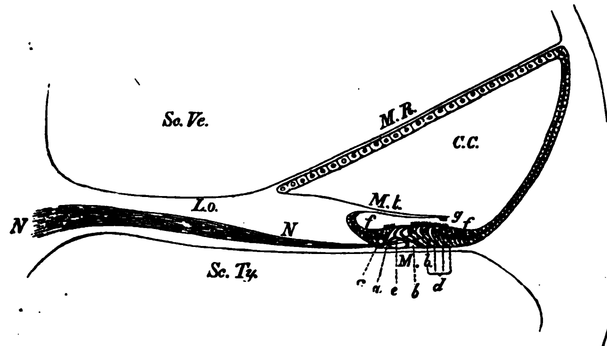


Fig. 45.

eigenthümlichen Formation, zu welchem sich das Epithel des letzteren auf der Basilarmembran entwickelt, dem Corti'schen Organ. Die Haupttheile desselben sind nach den neueren Untersuchungen folgende: Auf jedem radialen Durchschnitt finden sich zwei elastische, härtliche Pfeiler (*a* und *b*), welche mit ihren Köpfen untereinander articuliren, die Corti'schen Bögen oder Pfeiler. Nach innen vom inneren Pfeiler findet sich eine mit einer Nervenfaser in Verbindung stehende „innere Haarzelle" (*c*), ebenso nach aussen vom äusseren Pfeiler eine Anzahl

„äusserer Haarzellen“ (*d*) (bei Säugethieren 3, beim Menschen 4—5; Vögel und Amphibien haben nur die inneren), welche ebenfalls mit Nervenfasern (*e*) versorgt werden. Die Köpfe der Corti'schen Pfeiler sind mit Fortsätzen versehen, durch welche sie zur Bildung eines stützenden Netzwerks beitragen, das im Niveau des Epithelsaums liegt (Lamina reticularis, *ff*); in den Ringen dieses zierlichen Netzes sind die Köpfe der Haarzellen, in quincuncialer Anordnung, befestigt. Das ganze Corti'sche Organ ist von einer weichen Deckmembran (*M. t.*) bedeckt, die von der Lamina ossea ausgeht, und in der Flüssigkeit des Can. cochlearis mit freiem Rande endigt (*g*). Die Zeichnung ist schematisch gehalten.

Von den Labyrinththeilen finden sich die Otolithensäckchen überall, soweit Gehörorgane vorkommen, bis herab zu den Würmern und Quallen, die Bogengänge nur bei den Wirbelthieren und die Schnecke nur bei den Vögeln und Säugethieren.

2. Die Erregung der Nervenendigungen.

Als unzweifelhaft kann angesehen werden, dass das Labyrinthwasser, und mit ihm seine häutigen Einschlüsse sammt den auf ihnen befindlichen Apparaten und Nervenendigungen, beim Hören in Schwingungen versetzt werden und dass diese Schwingungen den Hörnerven erregen. Beim Hören durch Knochenleitung werden die Schwingungen vom Schädel, beim gewöhnlichen Hören durch die Membran des ovalen, und vielleicht auch (s. oben) durch die des runden Fensters erregt. Dass alle Theile des Ohres stets in gleicher Schwingungsphase begriffen sind, also in toto hin- und herschwingen, ist schon oben (p. 346) bemerkt. Ueber die Richtung der Schwingungen, namentlich in den verzweigten Canaltheilen, lässt sich nichts Sicheres angeben.

Der Umstand, dass das acustische Nervenepithel theils mit Haaren versehen ist, welche in die schwingende Endolymphe hinausragen, theils mit in dieser suspendirten harten Körpern in Berührung ist, hat die Hypothese begünstigt, dass die Erregung des Hörnerven direct auf mechanische Weise durch die Schwingungen geschehe, etwa wie beim mechanischen Tetanisiren eines Nerven. Indess ist diese Erklärung mit Vorsicht aufzunehmen, weil erstens haartragende Nervenepithelien auch bei anderen Sinnesorganen vorkommen, zweitens die Intensität der Bewegung im Labyrinth verschwindend klein ist gegen diejenigen Intensitäten die sonst zur mechanischen Nervenerregung nöthig sind; man müsste also mindestens eine besondere Empfindlichkeit der acustischen Nervenenden annehmen, was nicht mehr befriedigt, als das Geständniss, dass die Erregung durch Schall noch ebenso unverständlich ist, als die der Netzhaut durch Licht.

Von anderen Acusticus-Erregungen als durch Schall ist nur über electrische Einiges bekannt. Leitet man einen starken Strom durch das Ohr, so entsteht beim

Schliessen oder Oeffnen, je nachdem die Cathode oder die Anode im Gehörgang steckt, ein Klingen, welches etwas nachdauert; zugleich treten Geräusche auf; jedoch ist unbekannt, ob der Nerv selbst oder nur gewisse Endorgane gereizt werden (Brenner, Schwartze).

3. Die Function der einzelnen Labyrinththeile.

Die Reihefolge des Auftretens der einzelnen Labyrinththeile in der Thierreihe (p. 350) lässt vermuthen, dass die Otolithensäckchen mit der elementarsten, die Schnecke mit der höchsten Gehörleistung betraut ist. In der That haben gewisse, bei der Schallwahrnehmung zu erörternde Thatsachen zu dem Schlusse geführt, dass die Schnecke zur Unterscheidung der Tonhöhen und Klangfarben, also zum musicalischen Hören, bestimmt ist, so dass den übrigen Hörapparaten vielleicht nur die Wahrnehmung von Schall überhaupt, nach Intensität, Geräuschart etc., vielleicht auch die Wahrnehmung der Richtung zukäme.

Den Bogengängen ist neuerdings von vielen Autoren die acustische Function ganz abgesprochen worden, und zwar auf Grund der sog. Flourens'schen Erscheinungen, welche nach Verletzung der Bogengänge, namentlich bei Vögeln, beobachtet werden. Die constanteste derselben ist Pendeln des Kopfes in der Ebene des verletzten Ganges; die übrigen, Neigung zum Fallen um eine zur Ebene des Canals senkrechte Axe, Zwangsdrehungen um diese Axe, Kopfverdrehung, so dass (bei Tauben) der Schnabel im Nacken steht, etc., können ganz fehlen, oder treten nur auf Reizung und Aufregung des Thieres ein, oder entwickeln sich so spät, dass sie auf Mitleidenschaft des nahen Kleinhirns bezogen werden können. Man hat nun aus diesen Phänomenen, sowie aus dem auffallenden Umstande, dass die Bogengänge stets in drei zu einander senkrechten Ebenen angeordnet sind, geschlossen, dass die Bogengänge ein nicht acustisches, sondern zur Wahrnehmung der absoluten Kopfstellung (Goltz) oder zur Wahrnehmung von Kopfbewegungen (Breuer, Mach) bestimmtes Sinnesorgan seien, oder neben der acustischen Function diese Rolle spielen. Druck, resp. relative Bewegung der Endolymphe sollte die Nervenenden erregen, und so die Drehungen, nach den drei Axen der Bogengänge zerlegt, wahrgenommen werden. Die auf Verletzung auftretenden Störungen wurden von den Einen durch Ausfall von Orientirungsfunctionen, von Andern als Reizung des Organs, Auftreten abnormer Bewegungsempfindungen, sog. Schwindelempfindungen erklärt. Von diesen Organen sollten auch die p. 298, 334 erwähnten reactiven Drehungen reflectorisch ausgelöst

werden, ebenso der bei transversaler galvanischer Durchströmung des Kopfes auftretende Schwindel mit Zwangsbewegung (p. 299) von ihnen ausgehen. Alle diese Theorien werden dadurch widerlegt, dass nach Durchschneidung beider Acustici die Thiere nicht desorientirt sind, und auf passive Drehung und Kopfdurchströmung wie gewöhnlich reagiren (Cyon, Tomaszewicz). Auch zeigen Personen mit Mangel des Labyrinths keine anderen Störungen als Taubheit, und die acustische Function der Bogengänge wird durch anatomische Betrachtung überzeugend dargethan. Die Bogengänge hängen mit dem Utriculus ganz so zusammen, wie der Schneckencanal mit dem Sacculus und sind bei niederen Wirbelthieren das Hauptorgan. Ferner giebt der N. cochlearis auch an Utriculus und Ampullen Fasern ab (Breschet, Retzius).

Das Flourens'sche Pendeln würde sich vielleicht durch ängstigende Geräusche, welche das Thier in bestimmter Richtung hört, erklären lassen, wenn die Richtungen der Bogengänge etwas mit Wahrnehmung der Schallrichtung zu thun hätten. Diese letztere Annahme bietet freilich grosse Schwierigkeiten. Erstens wird überhaupt, wenigstens beim Menschen, die Schallrichtung nur sehr unsicher wahrgenommen; zweitens könnte eine solche mittels der Bogengänge nur dann stattfinden, wenn die Schwingungen des Labyrinths der Schallrichtung, etwa nach dem Savart'schen Princip, entsprächen; dies ist aber nur denkbar für den Schall, welcher den Schädel direct trifft, und nicht für denjenigen, welcher dem Labyrinth mittels der Steigbügelplatte zugeleitet wird.

IV. Die Schallwahrnehmung.

Die Gehörempfindungen kann man in unmusicalische oder Geräusche (im weiteren Sinne, also auch die kurzen Schalle, welche als Knall, Stoss etc. bezeichnet werden) und in musicalische oder Klänge eintheilen; eine besonders einfache Art der letzteren (vgl. p. 236) sind die Töne. An den Geräuschen und Klängen unterscheiden wir die Intensität und den Character, an den Klängen ausserdem die Tonhöhe, jedoch lassen auch Geräusche, namentlich solche von ähnlichem Character, Höhenunterschiede wahrnehmen, wenn sie hinter einander angegeben werden (angeschlagene Bretter, Knälle beim Oeffnen von Pappfutteralen), so dass man mit gleichartigen Geräuschen Musik machen kann (Holz- und Strohinstrument).

1. Die Wahrnehmung der Intensität.

Die Intensität einer Schallempfindung hängt vor Allem von der Intensität des Schalles selbst, d. h. von der lebendigen Kraft der Schwingungen ab, welche selber mit dem Quadrate der Entfernung von der Schallquelle abnimmt. Die genauere Beziehung zwischen lebendiger Kraft und scheinbarer Intensität ist unbekannt. Intensitätsunterschiede müssen, um gleich gut erkannt zu werden, der absoluten Intensität proportional sein (E. Weber), woraus für die wahrgenommene und wirkliche Intensität ein logarithmisches Verhältniss abgeleitet wird (Fechner, vgl. p. 327).

Die Reizschwelle (p. 327) des Schalles liegt ungemein niedrig. Aus der Entfernung, bis zu welcher Orgelpfeifen hörbar sind, hat man berechnet, dass Hören noch stattfindet, wenn die Lufttheilchen am Ohre eine Druckschwankung von 0,018 mm. Wasser und eine Schwingungsamplitude von 0,00004 mm. haben (das Trommelfell eine noch viel geringere); die lebendige Kraft des ganzen Trommelfells betrüge dabei für jede Schwingung $^1/_{543000}$ mgrm.-mm. (Töpler & Boltzmann). — Bei Erzeugung von Schall durch Fall von Körpern sind bei verschiedenen Fallhöhen die Gewichte, welche dieselbe scheinbare Schallintensität machen, nicht den Höhen, sondern annähernd den Wurzeln derselben proportional, d. h. gleiche Intensität tritt ein, wenn die Grösse der Bewegung, und nicht die lebendige Kraft gleich gemacht wird (Schafhäutl, Vierordt); hieraus darf aber keineswegs geschlossen werden, dass die Schallintensität nicht von der lebendigen Kraft der Schallbewegung abhänge, da man nicht weiss, welcher Theil der Fallkraft in Schallbewegung umgesetzt wird. Man hört den Auffall noch, wenn 1 mgrm. 1 mm. herabfällt, also bei 1 mgrm.-mm. Fallarbeit. — Vergleichungen der Hörschärfe nimmt man meist mittels der Quadrate der Entfernung vor, in welcher ein Geräusch, z. B. eine tickende Uhr gehört wird, genauer mit Fall-Phonometern (s. oben), oder mit einem Telephon, dessen Ströme bis zur Hörgrenze geschwächt werden.

2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe.

Die Empfindung der Tonhöhe hängt von der Dauer jeder Schwingung, oder von der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ab, die Höhe nimmt mit letzterer zu. Die absolute Höhe oder Schwingungszahl wird viel weniger leicht wahrgenommen, als gewisse Höhenbeziehungen, welche Verhältnissen der Schwingungszahlen entsprechen, z. B. das Octavenverhältniss (Schwingungszahlen wie 1 : 2) u. s. w.

Es bedarf einer gewissen, anscheinend individuell variirenden Schwingungszahl, damit überhaupt ein Ton, und nicht getrennte Stösse, empfunden werde. Die Angaben schwanken zwischen 15 und 40 p. sec. Auch eine obere Grenze existirt; hier schwanken die Angaben zwischen 16000 und 41000 p. sec. Manche können so hohe Töne wie das Zir-

pen der Heimchen, die hohen Partialtöne der Zischlaute nicht mehr hören. Ueber Accommodation des Trommelfells an die Tonhöhe s. p. 347. Die Hörfähigkeit erstreckt sich nach Obigem auf mindestens $8\frac{1}{2}$ und höchstens $11\frac{1}{2}$ Octaven.

Zur Wahrnehmung der Tonhöhe müssen mindestens 16—20 Schwingungen auf das Ohr wirken (Exner, Auerbach), die Präsentationszeit (p. 315) ist also um so länger, je tiefer der Ton. Dagegen dürfen die Oscillationen unterbrochen sein, ja es genügen schon 2 derselben, um aus ihrem Zeitabstande die Tonhöhe zu erkennen, wenn nur diese Stosspaare genügend häufig nach einander einwirken (Savart, Pfaundler, W. Kohlrausch).

Der letztere Versuch kann so ausgeführt werden, dass in einem rotirenden Zahnrade, dessen Zähne durch Stoss gegen ein Kartenblatt Töne hervorbringen, die Zähne bis auf 2 benachbarte entfernt werden (Savart), oder durch Anblasen einer Lochsirene mit zwei Röhren zugleich (Pfaundler), oder durch Hinüberfahren mit den Nägeln zweier Finger über geripptes Papier (W. Kohlrausch).

A ., ., ., ., ., ., ., ., ., .,
B ., ., ., ., .,., ., ., .,

Fig. 46.

In den letzteren Fällen hört man neben dem Ton der Sirene resp. der Papierleistchen noch einen besonderen Ton, der vom Abstande der beiden Röhren oder Fingernägel abhängt. Fig. 46, *A* verdeutlicht dies, indem die Reihe . . . den einen, , , , den zweiten Ton darstellt; man hört dann noch einen dritten, vom Abstand ., abhängigen Ton. Auf demselben Princip der Wiederholung von je zwei äquidistanten Impulsen beruhen auch die sog. Reflexionstöne (Baumgarten), welche z. B. entstehen, wenn das Geräusch eines Wasserfalls durch eine nahe Wand reflectirt wird, so dass jedem Stosse ein reflectirter in constant bleibendem Zeitabstand nachfolgt; in Fig. 46, *B* sind mit . die Stösse des ursprünglichen, mit , die des reflectirten Geräusches bezeichnet; der Reflexionston ist der dem Abstand ., entsprechende.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede hängt mehr als alles Andere von Anlage und Uebung ab. Sie ist schärfer für die Unreinheit von Intervallen als für die Differenz benachbarter Töne (Preyer).

So konnte in einem Falle noch unterschieden werden der Ton 503 von 500 (Intervall $\frac{1}{21}$ Ton), dagegen 500,4 von 500,5 bei Vergleichung mit der Octave 1001 (Differenz $\frac{1}{620}$ Ton). Geübte Musiker sollen noch die Töne 1000 und 1001 (Intervall $\frac{1}{128}$ Ton) unterscheiden können (E. H. Weber).

Zur Erklärung der verschiedenen Höhenempfindungen verlangt das Princip der specifischen Energie (p. 252) die Annahme von so viel verschieden empfindenden Acusticusfasern, als Tonhöhen unterscheidbar sind, und es ist weiter zu erklären, wieso jede derselben nur durch eine bestimmte Schwingungszahl erregt wird. Eine völlig ausreichende Annahme (Helmholtz) ist die einer genügend grossen Anzahl von

Resonatoren (p. 236), deren jeder auf eine bestimmte Tonhöhe abgestimmt und mit einer besonderen Nervenfaser verbunden ist. Solche Resonatoren könnten dargestellt werden: erstens durch die Hörhaare, deren Länge und Steifigkeit verschieden ist, und von denen bei Krebsen n der That beobachtet werden kann, dass bei verschiedenen Tonhöhen die mitschwingenden Haare wechseln (Hensen); zweitens durch die Schnecke (Helmholtz), deren Gebilde durch ihre regelmässige Dimensionsabstufung zu einem Resonatorensystem besonders geeignet scheinen und deren ausschliessliches Vorkommen bei den höchsten Thierclassen auf eine besonders hohe acustische Function hindeutet.

Für die räumliche Trennung der Wahrnehmungsapparate für verschiedene Tonhöhen spricht namentlich auch das pathologische Vorkommen von Basstaubheit, und von Taubheit für die höchsten Töne; die Sectionsbefunde deuten darauf hin, dass die längsten Schneckentheile, in der ersten Windung, für die höchsten Töne bestimmt sind (Moos). Für speciellere Bezeichnung der Resonatoren in der Schnecke, etwa die Corti'schen Bogen, oder die radialen Spannungen der Basilarmembran selbst, sind noch keine genügende Thatsachen bekannt. Die Zahl der Corti'schen Bögen würde genügen; es sind etwa 3000 (Kölliker), so dass für die 7 Octaven des musicalischen Bereichs über 400 auf jede Octave, und über 33 auf den halben Ton kommen; wenn bei geübten Musikern 128 verschiedene Höhenempfindungen pro Ton möglich sind (p. 354), so muss angenommen werden, dass auch zwischen je zwei Resonatoren noch eine Tonstufe wegen gleich starker Erregung beider unterscheidbar ist (Helmholtz).

Damit die Resonatoren des Ohres möglichst exclusiv erregt werden, müssen sie nur wenig gedämpft sein, was jedenfalls für die Schneckentheile eher zuzutreffen scheint, als für die Otolithen und besonders die Hörhaare. Das Mitschwingen eines Resonators erstreckt sich, wie die Theorie lehrt, auf um so distantere erregende Töne, je grösser die Dämpfung des Resonators, d. h. je schneller seine Schwingungen, einmal erregt, abnehmen. Der Dämpfungsgrad lässt sich bemessen nach der Anzahl der Schwingungen, nach welcher die Intensität auf einen gewissen Bruchtheil, z. B. $^1/_{10}$ der ursprünglichen herabgesunken ist, die Erstreckung des Mitschwingens nach dem Abstande desjenigen Tons vom Eigenton des Resonators, der letzteren noch mit einem bestimmten Bruchtheil z. B. $^1/_{10}$ der Intensität anspricht wie der Eigenton. Kennt man diesen Abstand, so lässt sich der Dämpfungsgrad berechnen und umgekehrt. Für die Beziehungen beider liefert folgende Tabelle einen Anhalt:

Bereich des Mitschwingens . .	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	1	$\frac{5}{4}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{7}{4}$	2 ganze Töne
Erlöschen nach . .	38,00	19,00	9,50	6,33	4,75	3,80	3,17	2,71	2,37 Schwingungen.

Der Dämpfungsgrad der Resonatoren im Ohr lässt sich hiernach aus folgender Erfahrung ermitteln: Ein Triller mit der Geschwindigkeit von 10 Tonschlägen in der Secunde kann in allen Tonlagen bis zum *A* (110 Schwingungen) herab mit vollkommener Schärfe gehört werden, ohne dass der Eindruck des Abwechselns zweier Töne sich durch Nachtönen der schwingenden Theile im Ohre verwischt; letzteres geschieht erst unterhalb *A*. Nimmt man nun an, dass die Schwingung

bis auf $^1/_{10}$ ihrer Intensität herabgesunken sein muss, um bei der Wiederkehr desselben Tones, also nach $^1/_5$ Secunde, nicht mehr gehört zu werden, so ergiebt sich, dass die durch *A* in Schwingung versetzten Theile im Gehörorgan nach $^1/_5$ Secunde, also 22 Schwingungen, nur noch mit $^1/_{10}$ ihrer ursprünglichen Intensität nachschwingen. Der Dämpfungsgrad der Resonatoren im Ohr wird also etwa der zweiten, vielleicht der dritten oder vierten Stufe der obigen Tabelle entsprechen; unterhalb *A* werden wenigstens die Triller in der That bald rauh und verworren. Nimmt man die dritte Stufe als die richtige an, so ist für jeden Resonator, wenn man die Intensität der Erregung durch seinen Eigenton = 100 setzt, die durch die benachbarten Töne folgende:

Differenz der Tonhöhe in Bruchtheilen eines ganzen Tones	0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Intensität des Mitschwingens	100	74	41	24	15	10	7,2	5,4	4,2	3,3	2,7.

Diejenigen Theile im Ohr, die durch den Ton *A* in Schwingung versetzt werden, können also durch einen um $^1/_2$ Ton abstehenden Ton nur mit $^1/_{10}$ der Intensität angesprochen werden; für *Ais* und *As* müssen also nothwendig andere Resonatoren vorhanden sein als für *A* (Helmholtz). Manche betrachten die Membrana tectoria der Schnecke als einen Dämpfungsapparat.

3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuschcharacters.

Die Klangfarbe beruht auf dem speciellen zeitlichen Verlauf der Schwingung oder auf der relativen Intensität der Partialtöne des Klanges (p. 236). Die Wahrnehmung der Klangfarbe erklärt sich demnach leicht aus der eben angeführten Annahme von Resonatoren; denn jeder Partialton wird einen besonderen Resonator erregen, und zwar im Verhältniss seiner relativen Intensität im Klange, und das Bewusstsein setzt sich aus den gleichzeitigen Partialton-Empfindungen die Klangfarbe zusammen (Helmholtz).

Entscheidende Beweise für die Richtigkeit dieser Theorie sind: 1. die Möglichkeit, einzelne Partialtöne eines Klanges herauszuhören, was nur erklärlich ist, wenn jeder eine besondere Nervenfaser erregt, auf welche die Aufmerksamkeit gerichtet werden kann; 2. die Thatsache, dass die Klangfarbe vom Phasenverhältniss der Partialtöne unabhängig ist (Helmholtz). Ferner spricht auch die bekannte Thatsache, dass man aus dem complicirten Klanggemisch eines Orchesters einzelne Stimmen heraushören und für sich verfolgen kann, für eine Zerlegung des ganzen Schalls in seine einfachsten Componenten.

Welchen Einfluss das Phasenverhältniss der Partialtöne auf den zeitlichen Verlauf der Klangschwingung hat, kann man leicht durch Construction zeigen, indem man zwei Sinuscurven bei verschiedenen relativen Lagen zusammensetzt, und noch instructiver durch Fig. 47 (nach Hensen), welche oben zwei Schwingungen

von incommensurablem Verhältniss der Schwingungszahlen (7:19), und unten deren Zusammensetzung darstellt; durch wechselndes Aufeinandertreffen der Phasen wechselt das Bild regelmässig. Diesen Verschiedenheiten entspricht nun aber keineswegs ein Wechsel der Klangfarbe, wie sich mit den p. 247 erwähnten Stimmgabeln zeigen lässt, bei welchen Phasenverschiebungen den Vocal nicht ändern (Helmholtz); jeder Partialton muss also durch eine besondere Faser für sich zur Wahrnehmung gelangen.

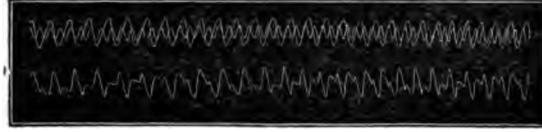


Fig. 47.

Beim gleichzeitigen Erklingen zweier Töne von den nahe übereinstimmenden Schwingungszahlen m und n schwankt die Intensität $m-n$ mal in der Secunde auf und ab, weil abwechselnd Berg auf Berg und Berg auf Thal fällt. Diese rein subjective Erscheinung bezeichnet man als Schwebungen oder Stösse. Sind die Töne kräftig und ziemlich distant, so dass $m-n$ grösser als etwa 40 wird, so hört man einen Ton von der Schwingungszahl $m-n$, den Differenzton oder Sorge'schen (Tartini'schen) Ton. Wäre dieser Ton nichts als sehr frequente Schwebungen, so würde die Zerlegungstheorie auf Schwierigkeiten stossen, da ein Resonator auf diese Weise nicht in Schwingung versetzt werden könnte. Die Differenztöne lassen sich aber auch als eine objective Erscheinung betrachten, wenn nämlich die primären Schwingungen so stark sind, dass die elastische Kraft nicht mehr einfach dem Abstand von der Gleichgewichtslage proportional ist; es entstehen dann durch Interferenz objective Combinationstöne, und zwar nicht bloss Differenztöne, sondern auch, freilich schwache, Summationstöne von der Schwingungszahl $m+n$, und auch diese lassen sich durch das Ohr nachweisen (Helmholtz). Freilich würden sich die letzteren auch als Differenztöne höherer Ordnung mit Zuhülfenahme des zweiten Partialtons erklären lassen, da $2m-(m-n)=m+n$; indess entstände dann die oben bezeichnete theoretische Schwierigkeit. Die Hörbarkeit der objectiven Combinationstöne ist dagegen umgekehrt eine Bestätigung der Zerlegungstheorie.

Die Verschiedenheit der Geräusche beruht theils auf ihren gröberen zeitlichen Verhältnissen (man vergleiche z. B. den Knall, den Laut R u. s. w.), theils auf ihrer Zusammensetzung aus Partialtönen, welche sich von der der Klänge nur durch das geringere Hervortreten eines die Höhe bezeichnenden Haupttones unterscheidet (vgl. p. 352). Viele Geräusche haben einen Vocalcharacter und werden danach benannt (Knattern, Knittern, Klirren, Schmettern, Donnern). Offenbar muss derselbe Apparat, welcher Klangfarben zur Wahrnehmung bringt, auch zur Perception von Geräuschen geeignet sein; es sind aber Apparate denkbar, welche Geräusche in einer weniger analysirenden Weise wahrnehmen und für musicalisches Hören nicht ausreichen. Besonders weil die Schnecke den niederen Thieren fehlt, vermuthet man, dass die Otolithensäckchen und vielleicht die Bogengänge diese Function haben.

4. Die Consonanz und die Dissonanz.

Treffen mehrere Klänge gleichzeitig das Ohr, so entsteht ein angenehmeres oder unangenehmeres Gefühl unter Bedingungen, welche mit dem Verhältniss der Schwingungszahlen ihrer Grundtöne im engsten Zusammenhange stehen. Man unterscheidet hiernach consonante (wohlgefällige) und dissonante Zusammenklänge. Das Octavenverhältniss (1 : 2) und die Duodecime (1 : 3) bilden die vollkommenste Consonanz; dann folgen in der Richtung zur Dissonanz: Quinte (2 : 3), Quarte (3 : 4), grosse Sexte (3 : 5), grosse Terz (4 : 5), kleine Sexte (5 : 8), kleine Terz (5 : 6) u. s. w. — Diese Erscheinung lässt sich vollkommen dadurch erklären, dass die Dissonanz auf den durch sie bedingten Schwebungen (s. oben) beruhe, welche bei einer gewissen Frequenz (etwa 33 p. sec.) einen ähnlich unangenehmen Eindruck auf das Ohr machen, wie das Flackern eines Lichtes auf das Auge (Helmholtz).

Um das Gesagte zu erläutern, stellt die Figur 48 die Schwingungszahlen der 8 ersten Partialtöne für die Tonleiter innerhalb einer Octave dar; sollten sich alle Bedingungen der Dissonanz ergeben, so müsste die Figur auch die Combinations-



Fig. 48.

töne darstellen, welche hier nicht berücksichtigt sind. Die Puncte haben einen den Schwingungszahlen entsprechenden Horizontalabstand. Man erkennt, dass einzelne Partialtöne um so näher an solche der Prim heranrücken, je complicirter das Intervall-Verhältniss. Die Zahl von 33 Schwebungen würde beim Grundklang *c* 128 schon durch die grosse Terz, beim Grundklang *c* 256 erst durch die grosse Secunde und grosse Septime erreicht. Je tiefer das Intervall liegt, um so leichter wird es dissonant. Absolute Consonanz besitzen nur Octave, Duodecime, zweite Octave etc., wo nur Partialtöne der Prim sich wiederholen.

Ist n die Schwingungszahl des tieferen und m die des höheren Grundtons, und reducirt man den unächten Bruch m/n auf die kleinsten ganzen Zahlen (m_1/n_1),

so ist die kleinste Schwebungszahl $= n_1/n$, also um so kleiner, je kleiner n (je tiefer das Intervall) und je grösser n_1 (je incommensurabler das Intervallverhältniss).

Für die angeführte Theorie spricht, dass der Zusammenklang reiner Töne von dissonanten Intervallen (z. B. 6 : 7, 15 : 19, 11 : 13) nicht dissonant klingt, wenn sie so hoch liegen, dass keine Schwebungen merklich werden (Preyer).

Auf der Consonanzlehre beruht die Theorie der Harmonie, der Accordarten etc., auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Aber auch für die Melodie, d. h. die Aufeinanderfolge der Klänge, ist das Verhältniss der Partialtöne von Bedeutung; folgt auf einen Klang die Octave, so wird die Aufmerksamkeit nicht durch neue Töne gefesselt, wohl aber bei Quint, Quart etc.

5. Subjective und entotische Wahrnehmungen.

Subjective Gehörempfindungen nennt man solche, welche nicht auf wirklichen Schallschwingungen beruhen. Ob, analog den Nachbildern, das Ohr noch kurze Zeit nach dem Verklingen eines Tones durch Persistenz der Acusticuserregung einen Nachton empfindet, ist schwer zu entscheiden. Dass bei einer Reihe schnell auf einander folgender Töne (wie sie entsteht, wenn man den Abstand der Zähne am Savart'schen Rade von Strecke zu Strecke wechseln lässt) eine Mischung derselben in Form eines Geräusches entsteht, analog der Farbenmischung auf dem Farbenkreisel, könnte auf wirklichem Nachschwingen des Resonanzapparats im Ohre beruhen. Sehr lang anhaltende Nachtöne, z. B. das in den Ohren Klingen eines Tones oder gar eines Musikstücks lange nach dem Aufhören, gehören zu den psychischen Erscheinungen; ebenso andere Gehörhallucinationen. — Zu den subjectiven Gehörempfindungen wird ferner das Ohrenklingen und Ohrensausen gerechnet, Töne und Geräusche, die von Erregungen des Hörnerven durch unbekannte Einflüsse, namentlich bei krankhaft erhöhter Erregbarkeit, herrühren sollen, von Anderen aber als Eigentöne der Ohrtheile selbst, also als entotische Phänomene betrachtet werden. Die zuweilen beobachteten subjectiven musicalischen Töne sind höchstwahrscheinlich durch abnorme Erregung der einem einzelnen Resonator entsprechenden Nervenfaser (p. 355) zu erklären, da in den betreffenden Fällen zugleich Hyperästhesie gegen die entsprechenden objectiven Töne vorhanden war (Moos, Czerny, Samelson).

Von den subjectiven Gehörempfindungen sind die entotischen zu unterscheiden, objective Wahrnehmungen, deren Ursache jedoch im Gehörorgan selbst liegt. Hierher gehören: 1. Brausende Geräusche, hervorgebracht durch Schwingungen der Luft im äusseren Gehörgang oder in der Paukenhöhle, wenn diese von der äusseren Atmosphäre abgesperrt sind (ersterer durch vorgehaltene oder eingesteckte verschliessende Körper, durch Ohrenschmalz u. s. w., letztere durch Verschliessung der Tuba Eustachii); jene erscheinen besonders stark, wenn die Luft in einem an den Gehörgang als dessen Verlängerung angesetzten hohlen Körper, z. B. einer Röhre, mitschwingt, sie rühren unzweifelhaft davon her, dass man jetzt besser durch Knochenleitung hört (p. 348) und daher die Muskelgeräusche namentlich des Kopfes, die Reibungsgeräusche des Blutes in den Kopfgefässen etc. wahrnimmt. 2. Das p. 346 erwähnte knackende Geräusch. 3. Klopfende Geräusche, hervorgebracht durch das Pulsiren der Arterien im Gehörgang, oder das fortgeleitete fernerliegender Arterien, besonders wenn man mit dem Ohre auf einem harten

Körper liegt. 4. Reibungsgeräusche, durch die Blutcirculation. 5. Muskelgeräusche etc. (s. oben). 6. Möglicherweise das Ohrenklingen (s. oben).

6. Das Hören mit beiden Ohren und die Localisation des Schalles.

Der Nutzen zweier Ohren liegt nicht allein in der grösseren Sicherung gegen völlige Taubheit und in gegenseitiger Ergänzung im Falle einseitiger Mängel, sondern vorzugsweise in der Beihülfe zu der, übrigens stets unsicheren, Beurtheilung der Richtung des Schalls, da meist das eine Ohr stärker getroffen wird. Ob eine unmittelbarere Richtungsempfindung stattfindet, ist nicht bekannt (vgl. p. 352). Es liegt in der Natur der Schallausbreitung, dass sie höchstens im freien Raume eine genaue Localisation zulässt. Schall, welcher nicht durch das Trommelfell, sondern durch Knochenleitung zugeführt wird (z. B. unter Wasser bei luftfreien Gehörgängen), wird überhaupt nicht nach aussen projicirt, sondern erscheint im Kopfe (E. H. Weber). Die Entfernung der Schallquelle wird nur indirect (nach der scheinbaren Stärke bei bekannter absoluter) beurtheilt; daher die bekannte Art herannahende und abziehende Musik auf dem Theater darzustellen.

Die reflectirenden Flächen beider Ohrmuscheln lassen sich auf zwei sich vorn schneidende Ebenen reduciren, und somit sind vier Schallquellenlagen unterscheidbar: Schall im vorderen Winkel trifft beide Ohren direct, in den seitlichen nur Eines und im hinteren keines (Steinhauser, Thompson).

Ein Schall, welcher beide Ohren ungleich stark trifft, wird im Allgemeinen auf die Seite des stärker getroffenen verlegt. Hält man z. B. vor beide Ohren zwei gleich tönende Stimmgabeln, und dreht die eine so um ihre Axe, dass der Ton durch Interferenz beider Zinken abwechselnd verschwindet und wieder auftritt, so hört man nicht etwa die andere continuirlich, sondern beide tönen abwechselnd, die nicht gedrehte nur während die andere nicht gehört werden kann (Dove). Auch auf den Schädel gesetzte Stimmgabeln scheinen (durch Knochenleitung, s. oben) im näheren Ohr zu tönen; jedoch ist die Localisationsgrenze beider Ohren meist nicht genau median (Urbantschitsch). Bei genau gleich starker Erregung beider Ohren durch zwei Telephone soll das Geräusch in der Medianebene seinen scheinbaren Sitz haben (Tarchanoff). Einen sehr merkwürdigen und für die obigen Theorien Schwierigkeit bietenden Einfluss soll die Phase haben; bei gleich starker Erregung beider Ohren, aber mit entgegengesetzter Schwingungsphase (z. B. in den negativen Schwebungsphasen zweier fast unisoner Gabeln, oder bei zwei Telephonen mit entgegengesetzter Stromphase) soll der Schall jedesmal in den Hinterkopf verlegt erscheinen (S. P. Thompson).

Ueber die nervösen Beziehungen beider Ohren ist wenig Sicheres bekannt. Vertheilt man zwei mit einander schwebende Töne auf beide Ohren, so tritt ebenfalls die Schwebung ein, dagegen nie ein Differenzton (Thompson). Meist empfinden beide Ohren den gleichen Ton etwas

ungleich hoch (Fessel, Fechner), und pathologisch kann der Unterschied, welcher wie es scheint auf Verstimmung der Resonatoren beruht, vorübergehend sehr gross sein (v. Wittich, Burnett).

V. Die Schutzorgane des Ohres.

In gewissem Sinne kann die Ohrmuschel, namentlich bei Thieren, wo sie äusserlich beweglich ist, als Schutzorgan für das Ohr betrachtet werden, da die Vorlagerung von Vorsprüngen (z. B. des Tragus beim Menschen) das Eindringen von Staub und kalter Luft in das Ohr erschwert. Fernere Schutzorgane des Ohres sind die steifen borstenähnlichen Haare (Vibrissae) des äusseren Gehörgangs und die Ohrenschmalzdrüsen, deren Secret die Wand des Gehörgangs schlüpfrig erhält. Die Bedeutung des Ohrenschmalzes ist unklar; bei Mangel desselben tritt Schwerhörigkeit und Brausen auf, ohne bekannte Ursache. — Das innere Ohr ist durch seine Lage im Innern des Felsenbeins vollkommen vor jedem Eingriff geschützt.

E. Der Gesichtssinn.

Die Perception des Lichtes geschieht durch die in der Netzhaut gelegenen Aufnahmeapparate des Sehnerven. Durch dieselben kann Intensität und Farbe (Wellenlänge) des Lichtes percipirt werden, während für die Schwingungsrichtung (Polarisation) keine unmittelbare Wahrnehmung existirt (vgl. jedoch unten die Haidinger'schen Büschel).

Auf den niedersten Thierstufen beschränkt sich wahrscheinlich das Sehvermögen auf die Unterscheidung von Hell und Dunkel und von Farben; bei den höheren Thieren wird jedoch auch der Ort jedes leuchtenden Punctes in seiner Lage zum Auge wahrgenommen, und dadurch die Unterscheidung der verschiedenen neben einander vorhanden Helligkeiten und Farben, d. h. das Sehen von Gegenständen ermöglicht. Hierzu ist nöthig, dass jeder Punct der Aussenwelt sein Licht nur auf ein einziges Nervenelement wirken lassen kann; es müssen also zu den Aufnahmeapparaten noch optische Hülfsapparate hinzukommen. Bis jetzt sind zwei Arten solcher bekannt: 1. In den facettirten Augen der Insecten und Crustaceen ist jedes nervöse Element am Grunde eines Krystallkegels angebracht, und alle Krystallkegel sind radial gruppirt und von einander optisch isolirt; jeder lässt

also zu seinem Nervenelement nur das in der Richtung seiner Axe einfallende Licht zutreten, so dass ein musivisches Sehen zu Stande kommt, welches um so genauer sein muss, je näher die Gegenstände (J. Müller). 2. In den refractorischen Augen der Wirbelthiere, Mollusken etc. wird durch Brechung in einem gemeinsamen dioptrischen Apparat das von einem äusseren Puncte ausgehende Lichtstrahlenbündel in einem bestimmten Netzhautpuncte wieder vereinigt, d. h. ein reelles Bild der Gegenstände erzeugt wie in der Camera obscura (Kepler, Scheiner). Nur die refractorischen Augen werden hier erörtert.

Dass auch jedes Feld des Insectenauges von entfernten Gegenständen ein reelles Bildchen liefert, hat wahrscheinlich für das Sehen keine Bedeutung, denn es ist unwahrscheinlich, dass innerhalb einer Abtheilung noch Bilddetails unterschieden werden können, und es wäre schwer begreiflich, wie ein Multiplum von Bildern desselben Objects zu einer einheitlichen Wahrnehmung führen sollte.

I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge.

1. Die optischen Constanten des Auges.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. Die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die Linse mit ihrer Kapsel, 4. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen vier trennende oder brechende Flächen: zwischen Luft und Corneasubstanz, zwischen Cornea und Humor aqueus u. s. w. Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Die Linse ist kein einfaches brechendes Medium; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen werden von aussen nach innen immer grösser und die Flächen gleichen Brechungsvermögens nehmen nach innen an Krümmung zu. Das Schema Fig. 49, welches den Bau der Linse vereinfacht darstellt, zeigt, dass man dieselbe sich zusammengesetzt denken kann aus einer starken Convexlinse *c* und zwei Concavlinsen *a* und *b*. Letztere neutralisiren einen Theil der Wirkung von *c*; und zwar einen um so geringeren Theil, je kleiner ihr

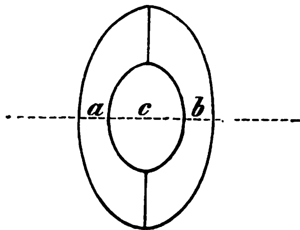


Fig. 49.

Brechungsindex ist. Dadurch, dass *a* und *b* einen kleineren Brechungsindex haben als *c*, ist also die Gesammtwirkung der Linse grösser, als wenn sie denselben Index mit *c* hätten, d. h. die Linse homogen wäre und durchweg das hohe Brechungsvermögen des Kerns hätte. Für die Rechnungen am Auge denkt man sich an die Stelle der Linse eine homogene Linse von gleicher Brennweite und gleicher Gestalt gesetzt; man muss dann derselben einen Brechungsindex ertheilen, den man den Totalindex der Linse nennt, und der nach dem eben Gesagten grösser ist als der stärkste wirkliche Index der Linse (in ihrem Kern). Ueber den Nutzen der Linsenschichtung s. unten sub 9.

Das Problem der optischen Behandlung des Auges vereinfacht sich ferner dadurch bedeutend, dass die Cornea eine parallelwandige Platte ist, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten den Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie eine beiderseits von Luft begrenzte Glasplatte, eine Fensterscheibe, ein Uhrglas) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so rechnen, als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche, genauer der vorderen Grenze der Thränenschicht, reichte. Es bleiben demnach nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Corneafläche, vordere und hintere Linsenfläche. Diese drei Flächen sind annähernd centrirt, d. h. ihre Krümmungsmittelpuncte liegen annähernd in Einer geraden Linie, der optischen Axe des Auges.

Die hauptsächlichsten Methoden zur Bestimmung der optischen Constanten des Auges sind folgende:

1. Die Brechungsindices. a) Man bildet durch Füllung des Raumes zwischen einer Linse und einer Glasplatte mit dem Augenmedium eine Concav- oder Convexlinse aus dem letzteren, aus deren Brennweite und Gestalt sich der Index berechnen lässt. Bei der Krystalllinse ergiebt sich der Totalindex (s. oben), indem man ihre Brennweite wie für eine gewöhnliche Linse bestimmt, und die Gleichung, welche für homogene Linsen die Beziehung zwischen Krümmungsradien, Dicke, Index und Brennweite angiebt, für den Index löst, nachdem die übrigen Werthe eingeführt sind. b) Man bringt das Medium in dünner Schicht zwischen die Hypotenusenflächen zweier Glasprismen und bestimmt durch Neigung des Systems den Winkel der totalen Reflexion (Abbe).

2. Die Krümmungsradien. Sie werden durch die Grösse der Spiegelbilder gemessen; als Object dienen zwei Lichtpuncte, deren Entfernung von einander und

von der spiegelnden Fläche bekannt ist. Um das aus zwei Lichtpuncten a und b bestehende Bild genau zu messen, dient das Ophthalmometer (Helmholtz): Betrachtet man das Bild durch eine schief gehaltene planparallele Platte, so erscheint dasselbe verschoben, um einen Betrag, welcher von Dicke und Index der Platte und vom Durchfallswinkel der Strahlen abhängt. Am Ophthalmometer sind vor einem Fernrohr zwei solche Platten angebracht, deren jede das halbe Gesichtsfeld bedeckt; beide werden um eine zur Bildlinie senkrechte Axe nach entgegengesetzten Seiten

a b

a' b'

a'' b''

gedreht, und jede verschiebt demnach das Bild $a\,b$ in seiner eigenen Richtung nach einer Seite. Man dreht nun so lange, bis im Gesammtbilde 3 Lichtpuncte erscheinen, d. h. das Bild b' mit dem Bilde a'' zusammenfällt. Jede Platte hat, da die Drehungen vermöge einer Triebverbindung gleich gross waren, das Bild $a\,b$ um seine halbe Länge verschoben, und aus dem abgelesenen Drehungswinkel lässt sich letztere genau berechnen. Indem man das Object (und die Axe der Platten) auf verschiedene Meridiane der spiegelnden Fläche einstellt, kann man untersuchen, ob alle Meridiane gleiche Krümmung besitzen, d. h. ob die Fläche genau sphärisch ist. Für die Hornhaut z. B. findet sich meist der verticale Meridian am stärksten, der horizontale am schwächsten gekrümmt (s. unten sub 9). Für die beiden Linsenflächen ist die ophthalmometrische Messung am lebenden Auge mit Schwierigkeiten verbunden, und ausserdem ist bei der Berechnung der Krümmungsradien aus den Bildern zu berücksichtigen, dass das gespiegelte Licht an der Hornhaut, resp. Hornhaut und vorderen Linsenfläche Brechungen erleidet; auf die hier anzuwendenden Kunstgriffe und Messungen kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden.

3. Die Flächendistanzen. a) Man kann sie an Durchschnitten gefrorener Augen messen. b) Am Lebenden misst man die Distanz zwischen Hornhaut- und Linsenscheitel durch Bestimmung der parallactischen Verschiebung eines Hornhautbildchens gegen das runde Pupillarfeld (Helmholtz), oder durch Einstellung eines sog. Cornealmicroscopes einmal auf die mit etwas Calomel bestreute Hornhaut und einmal auf den der Linse anliegenden Pupillenrand (Donders); die Details dieser Methoden, bei denen auch die Brechung der Hornhaut zu berücksichtigen ist, müssen hier übergangen werden; ebenso die noch complicirteren Methdden für die Bestimmung der Lage des hinteren Linsenscheitels.

4. Die Centrirung der drei Flächen wird geprüft, indem man die Lagen ihrer Scheitel zur Sehaxe bestimmt, worauf erst unten sub 9 einzugehen ist; die Centrirung ist nicht vollkommen.

Die genauen Werthe für die gesuchten Grössen sind ziemlich variabel, und die Angaben der Autoren verschieden. Folgende Werthe werden dem sog. schematischen Auge gewöhnlich zu Grunde gelegt:

Brechungsindices:	Humor aqueus . .	$^{103}/_{77}$
	Linse (Totalindex)	$^{16}/_{11}$
	Glaskörper	$^{103}/_{77}$
Krümmungsradien:	Vordere Hornhautfläche	8 mm.
	Vordere Linsenfläche . .	10 »
	Hintere Linsenfläche . .	6 »

Distanzen: Vordere Hornhaut- zu vord. Linsenfläche 3,6 mm.
Linsendicke . . . . 3,6 „
Hinterer Linsenscheitel zu Netzhaut ca. 15 „

2. Die Brechung an einer sphärischen Fläche.

1. *CD* (Figur 50) sei eine kuglig gekrümmte brechende Fläche, *K* ihr Krümmungsmittelpunct, *AB* eine durch ihn gelegte Gerade, die Axe. Von den beiden durch *CD* getrennten Medien habe das links gelegene (vordere oder erste) den Brechungsindex *m*, das andere (hintere oder zweite) den Brechungsindex *n*.

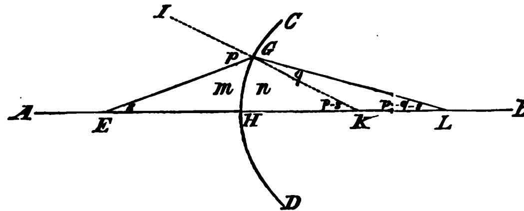


Fig. 50.

Der von dem Axenpuncte *E* im ersten Medium auf die Fläche *CD* fallende Strahl *EG* wird bei *G* gebrochen; das Einfallsloth für den Punct *G* ist der Radius *KI*, also *EGI* = *p* der Einfallswinkel, *KGL* = *q* der Brechungswinkel. Nach dem Brechungsgesetz liegen *EG*, *KI* und *GL* in Einer Ebene, *GL* muss also wie *EG* die Axe schneiden. Der Abstand des Punctes *E* von dem Hauptpunct *H*, *EH* sei gleich a_1, der Abstand des Punctes *L* vom Hauptpunct *H*, *LH* sei gleich a_2. Die Beziehung der Abstände a_1 und a_2 ergiebt sich dann folgendermassen: Der Winkel *HEG* sei $= s$, es ist dann Winkel *HKG* $= p - s$, und Winkel *HLG* $= p - q - s$; endlich sei der Radius $KH = KG = r$. Nach dem Brechungsgesetz ist

$$\sin p : \sin q = n : m \quad \ldots \ldots \quad (1)$$

Im Dreieck *EGK* ist

$$a_1 + r : r = \sin (180^\circ - p) : \sin s \quad \ldots \ldots \quad (2)$$

und im Dreieck *GKL*

$$a_2 - r : r = \sin q : \sin (p - q - s) \quad \ldots \ldots \quad (3)$$

Liegt *E* von *H* sehr entfernt, oder liegt *G* an H sehr nahe, ist also der Strahl *EG* nur wenig von der axialen Richtung abweichend und fällt er nahe der Axe auf die brechende Fläche, so sind die Winkel *p*, *q* und *s* so klein dass man ihre Sinus den Bogen gleich setzen kann. Thut man dies, und berücksichtigt man dass $\sin (180^\circ - p) = \sin p$, so verwandelt sich

Gl. 1 in $$nq = mp \quad \ldots \ldots \quad (4)$$
Gl. 2 in $$pr = s (a_1 + r) \quad \ldots \ldots \quad (5)$$
Gl. 3 in $$qr = (p - q - s)(a_2 - r) \quad \ldots \ldots \quad (6)$$

Eliminirt man aus diesen drei Gleichungen *q* und *s*, so fällt *p* von selbst heraus und man erhält zwischen a_1 und a_2 folgende einfache Beziehung:

$$\frac{m}{a_1} + \frac{n}{a_2} = \frac{n - m}{r} \quad \ldots \ldots \quad (7)$$

Da die Beziehung von den Winkeln *p* und *s* unabhängig ist, so müssen auch alle anderen von *E* aus auf *CD* auffallenden Strahlen, immer vorausgesetzt (s. oben) dass die Winkel *p* und *s* nicht zu gross werden, nach der Brechung durch den Punct *L* gehen. Ein von *E* ausgehendes homocentrisches Strahlenbündel ist

also nach der Brechung wieder homocentrisch; der Vereinigungspunct nach der Brechung heisst der Bildpunct oder das Bild des leuchtenden Punctes E.

2. Liegt der Punct E nicht in der Achse, so kann man doch immer durch ihn und den Knotenpunct K eine grade Linie legen und diese als neue Axe betrachten; in dieser liegt dann der Bildpunct L.

3. Der Satz von den homocentrischen Strahlenbündeln gilt also allgemein, wo auch der Punct E liegen möge. Jedem leuchtenden Punct entspricht demnach ein Vereinigungspunct, und zwar liegt dieser immer in einer durch den leuchtenden Punct und den Knotenpunct gelegten graden Linie; diese Linie nennt man Hauptstrahl oder Richtungslinie. Der Vereinigungspunct oder das Bild heisst reell, wenn die Strahlen wie in Fig. 50 in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung denselben erreichen, virtuell dagegen, wenn er nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann. Im letzteren Fall nimmt a_2 in Gleichung 7 einen negativen Werth an. Für Gl. 7 ist ferner zu beachten, dass r negativ zu nehmen ist, wenn die Fläche nach hinten convex ist.

4. Werden die gebrochenen Strahlen zu einfallenden (also der reelle oder virtuelle Bildpunct zum reellen resp. virtuellen Ausgangspunct von Strahlen), so vereinigen sie sich, wie die einfachste Betrachtung lehrt, wieder im früheren Lichtpuncte. Lichtpunct und Bildpunct stehen also in reciprokem Verhältniss; man bezeichnet sie deshalb auch richtiger als conjugirte Vereinigungspuncte und ihre Abstände vom Hauptpunct (a_1 und a_2 in § 1) als conjugirte Vereinigungsweiten.

5. Wird der einfallende Strahl EG in Fig. 50 der Axe parallel, ist also $EH = a_1 = \infty$, so wird das erste Glied in Gleichung 7 zu Null und a_2 erhält demnach den Werth

$$\frac{nr}{n-m} = f_2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

Wird umgekehrt der vom zweiten Medium herkommende Strahl LG der Axe parallel, wird also $LH = a_2 = \infty$, so wird a_1 in Gleichung 7 zu

$$\frac{mr}{n-m} = f_1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

Alle im ersten Stadium parallel der Axe verlaufenden Strahlen vereinigen sich also nach der Brechung in einem Puncte F_2 (Fig. 51), dem hinteren oder zweiten Brennpunct, dessen Abstand vom Hauptpunct, $HF_2 = f_2$ (Gl. 8), die zweite Brennweite heisst. Ebenso vereinigen sich alle im zweiten Medium der Axe parallelen Strahlen im ersten oder vorderen Brennpunct F_1, dessen Abstand vom Hauptpunct, $HF_1 = f_1$ (Gleich. 9) die erste Brennweite heisst. (Umgekehrt werden natürlich alle von den Brennpuncten ausgehenden Strahlen nach der Brechung der Axe parallel.) Ergeben sich für die

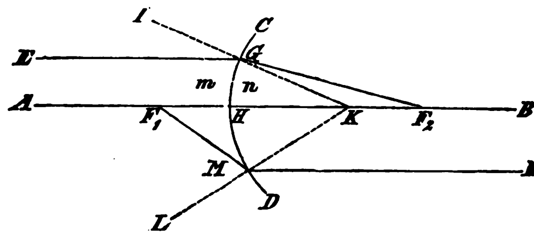


Fig. 51.

Brennweiten negative Werthe, so sind die Brennpuncte virtuell (§ 3), und das System heisst dispersiv, bei positiven Brennweiten dagegen collectiv.

6. Aus Gl. 8 und 9 folgt ferner

$$f_1 : f_2 = m : n \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

$$f_2 - f_1 = r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (11)$$

d. h. die erste und die zweite Brennweite verhalten sich wie der erste und der zweite Brechungsindex, und die Differenz beider Brennweiten ist gleich dem Krümmungsradius; in Fig. 51 ist also $HF_1 = KF_2$, also der Abstand des ersten Brennpuncts vom Hauptpunct gleich dem des zweiten Brennpuncts vom Knotenpunct.

7. Die Brennpuncte kann man sehr vortheilhaft benutzen um den Bildpunct S_2 zu einem gegebenen Lichtpunct S_1 durch Construction zu finden. In Fig. 52 sei wieder H der Hauptpunct, K der Knotenpunct, F_1 und F_2 die beiden Brennpuncte. Wo zwei von S_1 ausgehende Strahlen nach der Brechung sich schneiden, müssen auch alle übrigen es thun (s. § 1); zur Construction dieses Schneidepuncts kann man am besten folgende Strahlen benutzen: 1. den ungebrochen hindurchgehenden Hauptstrahl (§ 3) S_1KS_2; 2. den mit der Axe parallelen Strahl S_1G, der nach der Brechung durch den zweiten Brennpunct geht, also nach GF_2S_2 fällt; 3. den durch den ersten Brennpunct einfallenden Strahl S_1F_1I, der nach der Brechung der Axe parallel wird (IS_2). Zwei dieser Strahlen genügen, um S_2 zu finden, auch ist leicht geometrisch zu beweisen, dass sie alle durch S_2 gehen.

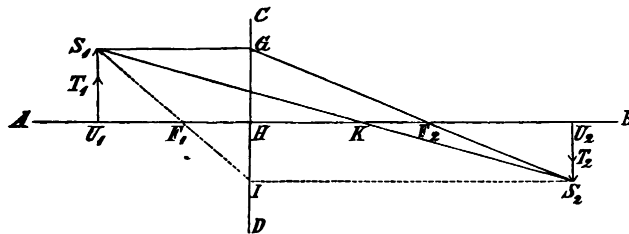


Fig. 52.

Durch dieselbe Construction findet man ferner, dass ein auf dem Lothe (zur Axe) S_1U_1 liegender Punct T_1 sein Bild ebenfalls in das Loth S_2U_2, nach T_2 wirft. Alle in einer zur Axe senkrechten Ebene liegenden Puncte haben also ihre Bilder ebenfalls in einer zur Axe senkrechten Ebene. Jeder ebene Gegenstand, der zur Axe senkrecht steht, liefert also ein zur Axe senkrechtes ebenes Bild, und zwar ist, wie ebenfalls geometrisch leicht zu beweisen ist, das Bild dem Gegenstande ähnlich.

Nach § 6 müssen auch alle unendlich entfernten Puncte ihre Bilder in Eine zur Axe, und zwar im Brennpunct senkrecht stehende Ebene werfen, die Brennebene. Unter einander parallele Strahlen haben also immer ihren Vereinigungspunct in einem Puncte der Brennebene.

8. Hieraus ergiebt sich eine einfache Construction, um zu einem gegebenen einfallenden Strahl EG (Fig. 53) den gebrochenen Strahl GI zu construiren. OP sei die Brennebene. Ein zu EG parallel einfallender Strahl muss sich mit dem gesuchten Strahl in einem Puncte der Brennebene (M) schneiden; um diesen Punct zu finden, kann man entweder den zu EG parallelen ungebrochen Hauptstrahl NKM benutzen, oder durch den Brennpunct F_1 einen zu EG parallelen Strahl legen

Fig. 53.

$(F_1 L)$, welcher nach der Brechung der Axe parallel wird, und so ebenfalls nach M führt.

9. Setzt man in Figur 52 (§ 7) $HU_1 = a_1$ und $HU_2 = a_2$, ferner die Grösse des Gegenstandes $U_1 S_1 = l_1$, die des Bildes $U_2 S_2 = - l_2$ (negativ, weil es unter der Axe liegt), so ergeben sich folgende Beziehungen:

In den ähnlichen Dreiecken $S_1 U_1 F_1$ und IHF_1 ist $a_1 - f_1 : l_1 = f_1 : - l_2$ . . (12)

" " " " $S_2 U_2 F_2$ " GHF_2 " $a_2 - f_2 : - l_2 = f_2 : l_1$ . . (13)

Aus Gl. 12 folgt $$\frac{l_1}{l_2} = 1 - \frac{a_1}{f_1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (14)$$

Aus Gl. 13 folgt $$\frac{l_2}{l_1} = 1 - \frac{a_2}{f_2} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (15)$$

Endlich ergiebt sich aus Gl. 14 und 15:

$$a_1 f_2 + a_2 f_1 = a_1 a_2 \text{ oder } \frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1 \quad \ldots\ldots (16)$$

Die Gleichung 16 geht über in die Gleichung 7, wenn man für f_1 und f_2 ihre Werthe aus Gl. 8 und 9 einsetzt.

10. Ebenen, welche in conjugirten Vereinigungspuncten (§ 4) senkrecht zur Axe stehen, kann man conjugirte Ebenen nennen, weil das Bild der einen sich in der anderen befindet. Das Verhältniss der Grösse ihrer Bilder wird durch l_1 und l_2 (vgl. § 9) ausgedrückt. Jeder Punct der einen Ebene hat also einen Bildpunct in der anderen, und zwar verhalten sich die Abstände dieser beiden Puncte von der Axe wie $l_1 : l_2$. Kennt man demnach Lage und Bildgrössenverhältniss zweier conjugirter Ebenen, so kann man sie zur Construction des Bildes eines beliebigen Punctes verwenden; denn jeder von letzterem zur ersten Ebene gerichtete Strahl muss nach der Brechung durch einen genau bestimmbaren Punct der zweiten Ebene gehen; wählt man nun die beiden Constructionsstrahlen (§ 7) so, dass sie noch eine zweite Bedingung zu erfüllen haben (z. B. Strahlen, die durch die Brennpuncte gehen), so sind sie dadurch vollkommen bestimmt. Am bequemsten sind natürlich zum Zwecke dieser Construction diejenigen conjugirten Ebenen, deren Bilder nicht bloss ähnlich, sondern auch gleich gross, also congruent sind und welche man Hauptebenen nennt. Man findet ihre Lage, wenn man in Gleichung 14 und 15 $l_1 = l_2$ setzt. Es ergiebt sich dann $a_1 = 0$ und $a_2 = 0$, d. h. die beiden Hauptebenen fallen unter einander und zugleich mit der brechenden Fläche zusammen. Diese ist also ihr eigenes Bild. Gründet man hierauf die eben angedeutete Construction, so ergiebt sich die schon im § 7 angegebene.

11. Zwischen den beiden Winkeln ALG und AIG (Fig. 53), welche der einfallende und gebrochene Strahl mit der Axe bilden, findet man leicht aus den Dreiecken EGH und IGH die Beziehung $tg\ AEG : tg\ AIG = - a_2 : a_1$. Beide

Winkel sind also gleich, wenn $-a_1 = a_2$ oder wenn (Gleichung 16) $a_1 = -(f_2 - f_1)$. Der Punct, welcher um $f_2 - f_1$ hinter dem Hauptpuncte liegt, hat also die Eigenschaft, dass jeder auf ihn gerichtete einfallende Strahl nach der Brechung den gleichen Winkel wie beim Einfall mit der Axe macht, also parallel mit sich selbst gebrochen wird. Puncte, welche diese Eigenschaft besitzen, nennt man allgemein Knotenpuncte, und Strahlen, die durch sie hindurchgehen, Hauptstrahlen. Bei der einfachen brechenden Fläche fällt ein Knotenpunct K in den Krümmungsmittelpunct, und sein Bild (wie man durch Einsetzen von $(f_2 - f_1)$ für a_1 in Gleichung 16 findet, ebendahin, also beide Knotenpuncte in einen zusammen, und der Hauptstrahl geht ungebrochen hindurch (was schon vorher aus seinem senkrechten Auffall auf die brechende Fläche abgeleitet wurde).

3. Die Brechung durch Systeme von zwei und mehr sphärischen Flächen.

12. Hat man zwei kuglige brechende Flächen, so ist die durch die beiden Krümmungsmittelpuncte gelegte Grade die gemeinsame Axe. Da ein auf die erste Fläche fallendes homocentrisches Strahlenbündel, dessen Strahlen nicht zu grosse Winkel mit der Axe bilden, auch nach der Brechung homocentrisch bleibt, also homocentrisch und unter kleinem Winkel auf die zweite Fläche fällt, so wird es auch nach der zweiten Brechung homocentrisch sein.

13. Der gegenseitige Abstand der beiden brechenden Flächen auf der Axe sei e; ferner seien f_1, f_2 die Brennweiten der ersten, g_1, g_2 die der zweiten Fläche. Ist jetzt a_1 der Abstand eines Gegenstandes vor der ersten Fläche, so entwirft die erste Fläche ein um die Entfernung a_2 hinter ihr gelegenes Bild; liegt dies Bild um b_1 vor der zweiten Fläche, so liegt das von dieser entworfene, definitive Bild um b_2 hinter dieser. Es bestehen nun folgende Beziehungen:

aus Gl. 16 $$\frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1 \quad \text{und} \quad \frac{g_1}{b_1} + \frac{g_2}{b_2} = 1$$

ferner (s. oben) $$a_2 + b_1 = e.$$

Hieraus ergiebt sich $$b_2 = \frac{(a_1 e - f_1 e - f_2 a_1)\, g_2}{(e - f_2 - g_1)\, a_1 - (e - g_1) f_1} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (17)$$

14. Ist ferner l_1 die Grösse des Gegenstandes, l_2 die seines Bildes durch die erste Fläche, m_2 die des definitiven Bildes durch die zweite Fläche, so ist

aus Gl. 14 und 15 $$l_2 = \frac{f_1}{f_1 - a_1} \cdot l_1 \quad \text{und} \quad m_2 = \frac{g_2 - b_2}{g_2} \cdot l_2 .$$

Hieraus ergiebt sich mit Einsetzung des Werthes Gl. 17 für b_2:

$$m_2 = \frac{f_1 g_1 l_1}{(e - f_2 - g_1)\, a_1 - (e - g_1) f_1} \quad \ldots\ldots \quad (18)$$

15. Sucht man die Lagen der Hauptebenen (§ 10), so muss man in Gl. 18 $m_2 = l_1$ setzen, man erhält dann als Abstand der ersten Hauptebene vor der ersten brechenden Fläche

$$\mathfrak{a}_1 = \frac{f_1 e}{e - f_2 - g_1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (19)$$

und als Abstand der zweiten Hauptebene hinter der zweiten brechenden Fläche, durch Einsetzung des Werthes Gl. 19 für a_1 in Gl. 17:

$$\mathfrak{b}_2 = \frac{g_2 e}{e - f_2 - g_1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (20)$$

Die beiden Hauptebenen fallen also hier **nicht** in Eine zusammen, sondern liegen auseinander um

$$\mathfrak{a}_1 + \mathfrak{b}_2 + e.$$

16. Den definitiven Vereinigungspunct der vor der ersten Brechung der Axe parallelen Strahlen, also den **hinteren Hauptbrennpunct**, findet man, wenn man in Gl. 17 $a_1 = \infty$ setzt; b_2 ist dann der Abstand des hinteren Hauptbrennpuncts hinter der zweiten brechenden Fläche, und zwar

$$B_2 = \frac{(e - f_2)\, g_2}{e - f_2 - g_1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (21)$$

Ebenso ergiebt sich der Ausgangspunct der Strahlen, welche nach der letzten Brechung der Axe parallel werden, d. h. der **vordere Hauptbrennpunct**, wenn man in Gl. 17 $b_2 = \infty$ setzt; a_1 ist dann der Abstand des vorderen Hauptbrennpuncts vor der ersten brechenden Fläche, und zwar

$$A_1 = \frac{(e - g_1) f_1}{e - f_2 - g_1} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (22)$$

17. Der Abstand des **ersten** (vorderen) **Hauptbrennpuncts** vom **ersten Hauptpunct**, d. h. die **erste Hauptbrennweite** ist $A_1 - \mathfrak{a}_1 = F_1$, also

$$F_1 = \frac{f_1 g_1}{f_2 + g_1 - e} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (23)$$

Entsprechend ist der Abstand des **zweiten** (hinteren) **Hauptbrennpuncts** vom **zweiten Hauptpunct**, d. h. die **zweite Hauptbrennweite** $B_2 - \mathfrak{b}_2 = F_2$, also

$$F_2 = \frac{f_2 g_2}{f_2 + g_1 - e} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (24)$$

Man hat also aus Gl. 23 und 24

$$F_1 : F_2 = f_1 g_1 : f_2 g_2 \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (25)$$

Ist nun m der Brechungsindex des ersten, n der des zweiten, o der des dritten Mediums, so ist

(aus 10, § 6)
$$f_1 : f_2 = m : n$$
$$g_1 : g_2 = n : o$$

also
$$F_1 : F_2 = f_1 g_1 : f_2 g_2 = m : o \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (26)$$

d. h. **die beiden Hauptbrennweiten verhalten sich wie die Brechungsindices des ersten und letzten Mediums.**

18. Mit Hülfe der beiden Hauptebenen ($h_1 h_1$ und $h_2 h_2$ in Figur 54) und der

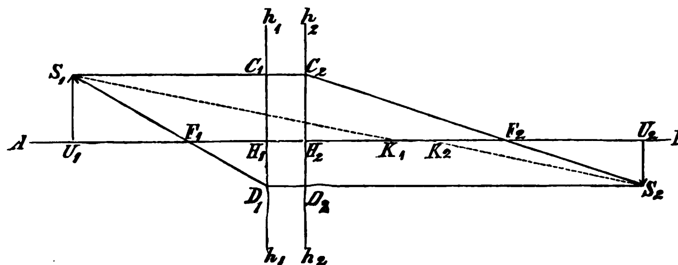


Fig. 54.

beiden Hauptbrennpuncte F_1 und F_2 kann man nun leicht zu jedem gegebenen Lichtpunct S_1 den Bildpunct S_2 construiren; wiederum benutzt man hierzu zwei

Strahlen: der von S_1 ausgehende der Axe parallele Strahl $S_1 C_1$ geht nach der Brechung sowohl durch den C_1 congruent liegenden Punct der zweiten Hauptebene, C_2, als durch F_2, muss also in $C_2 F_2 S_2$ liegen; der von S_1 durch F_1 gehende Strahl $S_1 D_1$ muss nach der Brechung erstens der Axe parallel sein, zweitens durch den D_1 congruent liegenden Punct der zweiten Hauptebene, D_2 gehen, also nach $D_2 S_2$ fallen, S_2 ist also der gesuchte Bildpunct.

19. Setzt man jetzt die Länge $H_1 U_1 = A_1$, $H_2 U_2 = A_2$, d. h. rechnet man die conjugirten Vereinigungsweiten (s. § 4) von den Hauptpuncten aus, so erhält man aus der Betrachtung der ähnlichen Dreiecke in Figur 54, die dem § 9, Gleichung 16 entsprechende Gleichung

$$A_1 F_2 + A_2 F_1 = A_1 A_2 \text{ oder } \frac{F_1}{A_1} + \frac{F_2}{A_2} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (27)$$

Die beiden Knotenpuncte (§ 11) findet man auch hier, indem man $-A_1 = A_2$ setzt; es wird dann $\mathfrak{A}_1 = -(F_1 - F_2)$ und $\mathfrak{A}_2 = F_1 - F_2$, d. h. der erste Knotenpunct (K_1 in Fig. 54) liegt um die Differenz beider Brennweiten hinter dem ersten Hauptpunct, und sein Bild, der zweite Knotenpunct (K_2) um ebensoviel hinter dem zweiten Hauptpunct. Jeder durch K_1 gehende einfallende Strahl geht also nach der Brechung parallel mit der Einfallsrichtung durch K_2. Auch diese Strahlen, die Hauptstrahlen, kann man, wie die punctirten Linien in Fig. 54 andeuten, zur Construction des Bildpuncts S_2 benutzen.*)

20. Kommt zu dem eben betrachteten System aus zwei brechenden Flächen noch eine dritte brechende Fläche, oder ein zweites System zweier brechenden Flächen hinzu, so sind die gleichen Vereinfachungen wie bisher zulässig, sobald alle brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben (centrirt sind), d. h. ihre Krümmungsmittelpuncte in derselben graden Linie liegen, was bei nur zwei Flächen natürlich stets der Fall ist; denn nur dann wird ein homocentrisches Strahlenbündel auch auf jede folgende Fläche unter so kleinen Winkeln mit der Axe auffallen wie auf die erste, also homocentrisch bleiben. Immer lässt sich dann für das ganze System die Lage der Cardinalpuncte angeben, die zu den Constructionen der Bilder dienen, nämlich der beiden Hauptpuncte, der beiden Brennpuncte und der beiden Knotenpuncte. Sind die Brennweiten zweier Systeme ermittelt, und der Abstand ihrer Hauptebenen e bekannt, so ergeben sich die Cardinalpuncte des resultirenden Systems immer mittels der Gleichungen 19—24 und § 19. Auch bleibt wie man leicht findet auch bei noch so complicirten Systemen immer das in Gl. 26 ausgedrückte einfache Verhältniss der Hauptbrennweiten bestehen.

Anhang über Linsen. Für eine Linse, die beiderseits an Luft grenzt, sind nach Gleichung 26 die beiden Hauptbrennweiten gleich; nach § 19 fallen in Folge

*) Man kann die beiden Hauptebenen als zwei das brechende System repräsentirende brechende Flächen von gleicher Krümmung (wegen der Kleinheit des wirksamen Abschnitts als eben gezeichnet) und die beiden Knotenpuncte als ihre Krümmungsmittelpuncte betrachten. Die Constructionsregeln stimmen dann ganz mit den für eine einzige Fläche gegebenen überein (vgl. § 7), nur dass jeder einfallende Strahl so behandelt wird als ob er statt an der ersten Fläche gebrochen zu werden, parallel mit sich selbst verschoben auf den congruenten Punct der zweiten auffiele und hier gebrochen würde. Auch ergiebt sich leicht die Regel für die Construction des gebrochenen Strahls zu einem einfallenden (vgl. § 8). Man hat nur durch den zweiten Knotenpunct eine Parallele zum einfallenden Strahl zu ziehen, und den Durchschnittspunct derselben mit der Brennebene zu verbinden mit dem dem Einfallspunct congruenten Punct der zweiten Hauptebene.

dessen die Knotenpuncte mit den Hauptpuncten zusammen. Um den Werth der Brennweite zu finden, seien für eine biconvexe Linse r_1 und r_2 die beiden Krümmungsradien, n der Brechungsindex (Luft = 1); dann sind die 4 Brennweiten der beiden Flächen nach Gl. 8 und 9:

$$f_1 = \frac{r_1}{n-1}\,,\quad f_2 = \frac{nr_1}{n-1}\,,\quad g_1 = -\frac{nr_2}{1-n}\,,\quad g_2 = -\frac{r_2}{1-n}$$

Hiernach folgt aus Gl. 23 oder 24, wenn die Dicke der Linse, e, vernachlässigt wird:

$$\frac{1}{F} = (n-1)\left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}\right)^{*)} \quad \dots \dots \quad (28)$$

Ist eine der Flächen concav, so muss ihr Radius negativ genommen werden. Biconcave und convex-concave Linsen (bei denen die concave Fläche den kleineren Radius hat) haben daher negative Brennweiten, sind also dispersiv (§ 5).

Folgen zwei Linsen von den Brennweiten f und g so nahe aufeinander, dass ihre Entfernung e vernachlässigt werden kann, so folgt aus Gl. 23 für die Brennweite F der Combination

$$F = \frac{fg}{f+g} \quad \text{oder} \quad \frac{1}{F} = \frac{1}{f} + \frac{1}{g} \quad \dots \dots \quad (29)$$

und ebenso für eine Combination mehrerer naher Linsen

$$\frac{1}{F} = \Sigma\left(\frac{1}{f}\right) \quad \dots \dots \quad (30)$$

Den reciproken Werth der Brennweite nennt man die optische Kraft; Gl. 30 besagt also, dass die optische Kraft eines Systems einander berührender Linsen gleich der Summe ihrer einzelnen optischen Kräfte ist.

Ist a_1 die Entfernung eines Gegenstandes von einer Linse, l_1 dessen Grösse, f die Brennweite, und a_2, l_2 Abstand und Grösse des Bildes, so folgt aus Gl. 16:

$$\frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{1}{f} \quad \dots \dots \quad (31)$$

ferner aus Gl. 14:

$$\frac{l_1}{l_2} = 1 - \frac{a_1}{f} \quad \dots \dots \quad (32)$$

Bilder collectiver und dispersiver Systeme. Die Gleichungen 16 (27), 14, 31 und 32 gestatten für jeden denkbaren Abbildungsfall Lage, Grösse und Richtung des Bildes anzugeben.

I. Collectivsysteme (Convexlinsen, Auge), Brennweiten positiv.

1) a_2 ist positiv und l_2 negativ, d. h. die Bilder reell und verkehrt, wenn $a_1 > f_1$;
a_2 ist negativ und l_2 positiv, d. h. die Bilder virtuell und aufrecht, wenn $a_1 < f_1$.

2) $l_2 < l_1$, d. h. die Bilder sind verkleinert, wenn $a_1 > 2f_1$;
$l_2 = -l_1$ wenn $a_1 = 2f_1$;
$l_2 > l_1$, d. h. die Bilder sind vergrössert, wenn $a_1 < 2f_1$.

Hiernach giebt ein Collectivsystem, wenn $a_1 > 2f_1$, reelle verkehrte, verkleinerte Bilder (Objectiv der Fern- und Operngläser, Camera obscura, Auge); wenn $2f_1 > a_1 > f_1$, so sind die Bilder reell, verkehrt und vergrössert (Sonnenmicroscop, Objectiv des zusammengesetzten Microscops); endlich wenn $a_1 < f_1$, so sind die Bilder virtuell, aufrecht und vergrössert (Loupe, Ocularlinse des astronomischen Fernrohrs und des zusammengesetzten Microscops).

---

*) Für Glaslinsen ist annähernd $n = 3/2$, also bei symmetrischer Gestalt $F = r$; die sog. Nummer einer symmetrischen Glaslinse bezeichnet daher sowohl den Krümmungsradius der beiden Flächen als die Brennweite.

II. Dispersivsysteme (Concavlinsen), Brennweiten negativ.

1) a_2 ist immer negativ, und l_2 immer positiv,

2) l_2 ist immer $< l_1$.

Concavlinsen geben also von jedem Gegenstande virtuelle, aufrechte, verkleinerte Bilder. —

Ist eine Convexlinse so aufgestellt, dass sie ein reelles verkehrtes Bild von einem Gegenstande giebt, und wird nun eine zweite Linse in die gebrochenen Strahlen gebracht, ehe sie sich zum Bilde vereinigt haben, so bildet dies letztere gleichsam ein virtuelles Object für die eingeschaltete Linse, dessen Abstand von der letzteren, a_1, negativ zu nehmen ist. Die Wirkung der eingeschalteten Linsen ist dann folgende:

III. Eingeschaltete Collectivlinsen (f positiv, a_1 negativ).

Für jeden negativen Werth von a_1 wird a_2 positiv, $a_2 < - a_1$, l_2 von gleichem Vorzeichen mit l_1, und $l_2 < l_1$, d. h. die eingeschaltete Convexlinse lässt das reelle verkehrte Bild reell und verkehrt, nähert es aber der ersten Linse und macht es kleiner. Diese Wirkung hat u. A. die Collectivlinse des zusammengesetzten Microscops.

IV. Eingeschaltete Dispersivlinsen (f negativ, a_1 negativ).

1) a_2 ist positiv und l_2 hat entgegengesetztes Vorzeichen mit l_1, wenn $- a_1 > f$, dagegen ist a_2 negativ und l_2 und l_1 von gleichem Vorzeichen, wenn $- a_1 < f$.

2) $l_2 < l_1$ wenn $- a_1 > 2f$; $l_2 = l_1$ wenn $- a_1 = 2f$; $l_2 > l_1$ wenn $- a_1 < 2f$.

Eine zwischen Convexlinse und reelles Bild eingeschaltete Concavlinse lässt also das letztere Bild reell und verkehrt, wenn sie um weniger als ihre Brennweite von ihm absteht; dagegen macht sie es virtuell und aufrecht, wenn sie um mehr als ihre Brennweite von ihm absteht; diese Wirkung hat die Ocularlinse des Opernglases. Sie verändert dabei die Grösse des Bildes nicht, wenn sie von ihm um ihre doppelte Brennweite absteht.

4. Die Cardinalpuncte des Auges und das reducirte Auge.

Um für das centrirte dreiflächige System des Auges die Cardinalpuncte aufzusuchen, sind zunächst die Brennweiten jeder einzelnen Fläche zu ermitteln. Hierzu dienen Gleichung 8 und 9 oder 8 und 11.

1. Vordere Hornhautfläche: $r = 8$ mm., $m = 1$, $n = {}^{103}/_{77}$.
   Also $f_1 = 23{,}692$, $f_2 = 31{,}692$ mm.
2. Vordere Linsenfläche: $r = 10$, $m = {}^{103}/_{77}$, $n = {}^{16}/_{11}$.
   Also $f_1 = 114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$.
3. Hintere Linsenfläche: $r = -6$, $m = {}^{16}/_{11}$, $n = {}^{103}/_{77}$.
   Also $f_1 = 74{,}667$, $f_2 = 68{,}667$.

Combinirt man jetzt zunächst 2. und 3. zu einem System, d. h. sucht man die Cardinalpuncte der von den Augenflüssigkeiten umgebenen Linse, so ist $e = 3{,}6$, $f_1 = 114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$, $g_1 = 74{,}667$, $g_2 = 68{,}667$. Also (durchweg in Millimetern):

der 1. Hauptpunct der Linse liegt hinter der vorderen Linsenfläche (nach Gl. 19) um $- \mathfrak{a}_1 = 2{,}1073$;

der zweite Hauptpunct der Linse liegt vor der hinteren Linsenfläche (nach Gl. 20) um $- \mathfrak{b}_2 = 1,2644$;

die beiden Brennweiten der Linse, welche (nach Gl. 26) wegen des gleichen Brechungsindex von Humor aqueus und vitreus einander gleich sind, sind (nach Gl. 23 oder 24) $F_1 = F_2 = 43,707$.

Wird nun schliesslich die Hornhaut mit der Linse zum vollständigen System des Auges combinirt, so ist für diese Combination $f_1 = 23,692$, $f_2 = 31,692$, $g_1 = 43,707$, $g_2 = 43,707$, endlich $e = 3,6 + 2,1073 = 5,7073$. Man erhält also für das ganze Auge:

Der 1. Hauptpunct liegt (nach Gl. 19) um $- \mathfrak{a}_1 =$ **1,9403** hinter dem Hornhautscheitel;

der 2. Hauptpunct liegt (nach Gl. 20) um $- \mathfrak{b}_2 = 3,5793$ vor dem 2. Hauptpunct der Linse, also um $3,5793 + 1,2644 = 4,8437$ vor der hinteren Linsenfläche, odor **2,3563** hinter dem Hornhautscheitel;

die 1. Hauptbrennweite ist (nach Gl. 23) $F_1 = 14,858$, der 1. Brennpunct liegt also **12,198** vor dem Hornhautscheitel;

die 2. Hauptbrennweite ist (nach Gl. 24) $F_2 = 19,875$, der 2. Brennpunct liegt also **22,231** hinter dem Hornhautscheitel.

Da der Abstand der Knotenpuncte von den Hauptpuncten $= F_2 - F_1 = 5,017$, so liegt also

der 1. Knotenpunct **6,957** hinter dem Hornhautscheitel;

der 2. Knotenpunct **7,373** hinter dem Hornhautscheitel.

Das Auge bildet demnach ein collectives System mit ungleichen Brennweiten (weil erstes und letztes Medium ungleich sind, vgl. § 17). Figur 55 stellt dasselbe schematisch dar. Vernachlässigt man den kleinen gegenseitigen Abstand der Haupt- oder Knotenpuncte ($HH' = KK' = 0,416$ mm.), so erhält man das reducirte Auge.

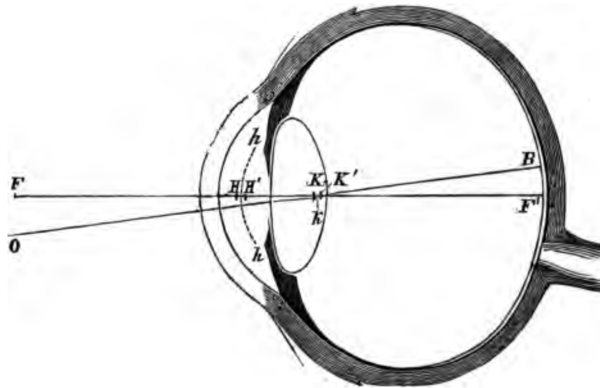


Fig. 55.

Dasselbe besteht aus einer einzigen brechenden Fläche hh, welche um den reducirten Knotenpunct k mit dem Radius $KH = F_2 - F_1$

= 5,017 mm. beschrieben ist (vgl. Gleichung 11), und deren Brechungsverhältniss = $F_2 : F_1 = {}^{103}/_{77}$ ist (Gleichung 10). Man kann also annehmen, dass der Glaskörper bis an diese Fläche reicht, und hier an Luft grenzt.

Es giebt auch Methoden zur empirischen Bestimmung der Lage einzelner Cardinalpuncte, z. B. des Knotenpunctes; doch sind die Fehlerquellen zu gross, um eine ganz genaue Controlle der berechneten Lagen zu gestatten.

5. Die Netzhautbilder.

Das verkehrte reelle Bild, welches das collective System des Auges von den äusseren Gegenständen entwirft (verkleinert, wenn sie $> 2\ F_1$ entfernt sind, was beim Sehen stets der Fall ist), schwebt im Glaskörper, wenn derselbe sich weit genug nach hinten erstreckt. Man kann es nach Entfernung aller Häute am Hintergrunde ausgeschnittener Augäpfel sehen. Durch Einrichtungen, welche unten erörtert werden, ist dafür gesorgt, dass (innerhalb gewisser Grenzen) sich stets die Netzhaut am Orte des Bildes befindet.

Dies vorausgesetzt, lässt sich für jeden Objectpunct einfach der Bildpunct finden, indem man von jenem aus eine gerade Linie durch den reducirten Knotenpunct k auf die Retina zieht. Solche Linien (z. B. OB, Fig. 55) nennt man Richtungslinien oder Sehstrahlen, und den Punct k den Kreuzungspunct der Richtungslinien; den Winkel, den zwei Sehstrahlen mit einander bilden, nennt man den Sehwinkel. — Will man ermitteln, in welcher Richtung der zu einem Netzhautpuncte gehörige Objectpunct liegt, so braucht man nur umgekehrt einen Sehstrahl vom Netzhautpunct aus durch den Punct k zu legen und nach aussen zu verlängern.

Liegt die Netzhaut nicht am Orte des Bildes, sondern hinter oder vor demselben, so durchschneidet sie den Kegel der von dem Objectpuncte ausgegangenen und gebrochenen Strahlen, im ersten Falle nach, im zweiten vor ihrer Vereinigung zum Bildpuncte; in beiden Fällen entsteht also auf der Retina statt des Bildpunctes ein sog. Zerstreuungskreis, d. h. eine kleine beleuchtete Kreisfläche, ein Durchschnitt des Strahlenkegels, und das Netzhautbild, welches sich statt aus Bildpuncten aus Zerstreuungskreisen zusammensetzt, ist undeutlich und verwaschen (Zerstreuungsbild). Die Zerstreuungsbilder sind um so undeutlicher, d. h. die Zerstreuungskreise um so grösser, 1. je weiter die Netzhaut vom Bilde entfernt ist, 2. je grösser der Umfang des Strahlenkegels, d. h. je weiter die Pupille ist, welche den Strahlenkegel begrenzt. Sieht man daher durch ein enges Loch in einem

dicht vor das Auge gehaltenen Kartenblatt, so werden die Zerstreuungsbilder deutlicher, wenn auch lichtschwächer. In Fig. 56 stellt *a b*

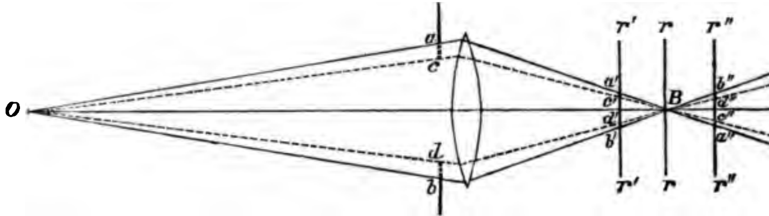


Fig. 56.

eine weite, *c d* eine enge Pupille dar; *B* ist der Bildpunct, *r r* die richtige, *r' r'* und *r'' r''* unrichtige Lagen der Netzhaut, *a' b'*, *a'' b''* die Durchmesser der Zerstreuungskreise bei weiter, *c' d'*, *c'' d''* dieselben bei enger Pupille.

Ersetzt man die Pupille durch zwei feine Löcher in einem Kartenblatt (*e* und *f*, Fig. 57), so entsteht, wenn die Netzhaut *r r* am Orte

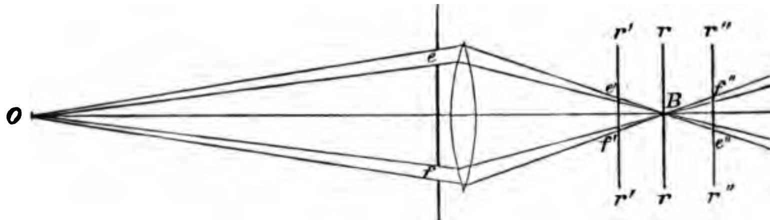


Fig. 57.

des Bildpunctes *B* liegt, nur Ein scharfes Bild; liegt sie dagegen anders (in *r' r'* oder *r'' r''*), so entstehen zwei Zerstreuungskreise *e' f'*, resp. *e'' f''*, der Gegenstand erscheint daher doppelt. Durch diesen Versuch (Scheiner'scher Versuch) lässt sich daher entscheiden, ob die Netzhaut mit dem Bilde zusammenfällt oder nicht.

Die Netzhautbilder hann man an albinotischen Augen, oder an anderen nach Abtragung des hinteren Theiles der Sclera und Chorioidea, endlich am lebenden Auge mit dem Augenspiegel (s. unten) beobachten.

• Beim Scheiner'schen Versuch entsteht, wenn mehr als 2 Löcher vorhanden sind, eine entsprechende Zahl von Zerstreuungsbildern. Hat der Ausschnitt im Kartenblatt eine andere Gestalt als die runde, so nehmen auch die Zerstreuungsfiguren jedes Objectpunctes diese Gestalt an; hierauf beruhen eine Anzahl Erscheinungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

6. Die Accommodation.

a. Der Bereich derselben und die Grenzen des deutlichen Sehens.

Wäre das Auge unveränderlich, so würden nur Gegenstände einer ganz bestimmten Entfernung, A_1, scharf gesehen werden; alles Uebrige müsste in Zerstreuungsbildern erscheinen. Jene Entfernung ergäbe sich aus Gleichung 27 (p. 371), wenn man die Brennweiten des Auges und für A_2 die Distanz zwischen Netzhaut und Hauptpunct einsetzt. Die tägliche Erfahrung lehrt aber, dass das Auge in einem grossen Bereich der Entfernungen deutlich sehen kann, von einer gewissen grössten Entfernung, dem Fernpunct, bis zu einer gewissen kleinsten, dem Nahepunct. Es muss also eine Veränderlichkeit des Auges, eine willkürliche Anpassung oder Accommodation desselben an die Entfernung der zu betrachtenden Gegenstände vorhanden sein. Im normalen (emmetropischen) Auge liegt der Fernpunct unendlich entfernt, der Nahepunct sehr variabel, etwa 100—120 mm. vom Auge entfernt. Die bequemste Entfernung zum Betrachten kleinerer Gegenstände (Lesen), die Weite des deutlichen Sehens, ist dagegen für das normale Auge etwa 250 mm.

Die Bestimmung des Nahe- und Fernpuncts nennt man Optometrie. Die bequemste Methode besteht in der einfachen Erkennung der Gegenstände, für den Nahepunct parallele Linien oder Schriftproben; doch muss die Grösse der letzteren der Entfernung angepasst werden. Der Scheiner'sche Versuch (p. 376) bietet ferner ein gutes Mittel, da der Gegenstand diesseits des Nahepuncts und jenseits des Fernpuncts doppelt erscheint (Stampfer's Optometer). Endlich kann man mit dem Augenspiegel indirect den Brechzustand des Auges und daraus die gesuchten Puncte ermitteln (s. unten).

Die ganze Leistung des Accommodationsapparats lässt sich offenbar durch eine dem brechenden Apparat hinzugefügte Convexlinse (Accommodationslinse) ersetzen und ausdrücken (Donders). Diese Linse L (Fig. 58) bewirkt also, dass die vom Nahepunct N ausgehenden Strahlen in dieselbe Bahn einlenken, welche die vom Fernpunct E ausgehenden ohne Accommodationslinse haben; oder mit andern Worten: Der Fernpunct ist das durch die Accommodationslinse gelieferte virtuelle Bild des Nahepuncts. Sind E und N zugleich die Abstände des Fern- und Nahepuncts vom Auge und A die Brennweite der Accommodationslinse, so ergiebt sich also aus Gleichung 31 p. 372.

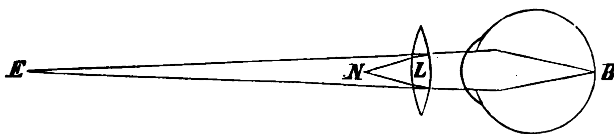


Fig. 58.

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{N} - \frac{1}{E}.$$

Für das emmetropische Auge, wo $E = \infty$, ist also $A = N$.

Der Ruhezustand des Auges ist die Einstellung desselben auf den Fernpunct, es giebt also nur eine einzige Richtung der Accommodation, nämlich diejenige für die Nähe. Im ruhenden emmetropischen Auge liegt also der Brennpunct in der Netzhaut, und die Accommodation verschiebt ihn, wie unten gezeigt werden wird, nach vorn.

In vielen Augen liegt der Brennpunct in der Ruhe nicht in der Netzhaut, sondern, durch abnorme Länge oder Kürze der Augenaxe, vor der Retina (Myopie) oder hinter derselben (Hypermetropie). Der Fernpunct myopischer Augen liegt daher abnorm nahe, der Fernpunct hypermetropischer Augen ist dagegen ein virtueller, hinter dem Auge liegender Punct, d. h. convergent auffallende Strahlen werden in der Netzhaut vereinigt, und um parallel auffallende in der Netzhaut zu vereinigen, d. h. die unendliche Ferne deutlich zu sehen, muss schon eine Accommodationsanstrengung gemacht werden. Bei gleicher Leistungsfähigkeit des Accommodationsapparats muss nun offenbar auch der Nahepunct bei Myopischen abnorm nahe, bei Hypermetropischen abnorm entfernt sein. Daher sind myopische Augen kurzsichtig, hypermetropische weitsichtig. Andere Abweichungen vom Normalen entstehen durch zu geringe Leistungsfähigkeit des Accommodationsapparats; diese influiren aber natürlich nur auf die Lage des Nahepuncts, nicht auf die des Fernpuncts.

Früher glaubte man, dass die Einstellung des Auges in der Ruhe eine mittlere sei, dass es demnach zwei active Accommodationsarten gebe, eine positive für die Nähe und eine negative für die Ferne. Aus folgenden Gründen ist die im Texte angeführte Ansicht jetzt die allgemeine: 1. beim plötzlichen Oeffnen der lange geschlossen gewesenen Lider ist das Auge für die Ferne eingerichtet (Volkmann); 2. das Sehen in die Ferne ist nicht mit dem Gefühl der Anstrengung verbunden, wie das für die Nähe; 3. Atropin, welches den Accommodationsapparat lähmt, bewirkt eine unveränderliche Einstellung für die weiteste Ferne; gäbe es einen negativen Accommodationsapparat, so müsste man die unwahrscheinliche Annahme machen, dass dieser gleichzeitig mit der Lähmung des positiven in tetanische Anstrengung versetzt würde (Donders); 4. auch bei neurotischen Lähmungen des Accommodationsapparats (durch Oculomotoriuslähmung, s. unten) tritt stets Accommodation für die Ferne ein, dagegen kennt man keine Lähmungszustände mit Accommodation für die Nähe.

Myopische und hypermetropische (ametropische) Augen müssen ihren für die Lage der Netzhaut zu starken oder zu schwachen Brechzustand durch ein vor das Auge gesetztes Brillenglas corrigiren; dasselbe muss natürlich im ersten Falle concav, im zweiten convex sein. Auch Mängel im Accommodationsvermögen lassen sich durch künstliche Accommodationen mittels zeitweiliger Anwendung der Brillengläser corrigiren. Die Brennweiten der erforderlichen Linsen ergeben sich auf

gleichem Wege wie die der Accommodationslinse (s. oben). Ist E die Entfernung des Fernpunctes, welche normal ∞ sein soll, so wird die corrigirende Brillenbrennweite $\pm\,\Phi$ durch die Gleichung bestimmt:

$$\frac{1}{\infty} - \frac{1}{E} = \frac{1}{\Phi} \quad \text{oder} \quad \Phi = -E.$$

Beim hypermetropischen Auge hat E einen negativen Werth (s. oben). Die Brechkraft $\frac{1}{\Phi}$ ist der bequemste Ausdruck für den Grad der Myopie oder Hypermetropie. Die Nahepunctsentfernung N eines uncorrigirten ametropischen Auges ergiebt sich, wie man leicht einsieht, aus der Gleichung (A ist die Accommodationslinse):

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{A} - \frac{1}{\Phi}.$$

Unter Wasser ist das menschliche Auge enorm hypermetropisch, weil die Wirkung der ersten brechenden Fläche ganz fortfällt (vgl. p. 363); beim Fischauge ist dies durch die starke Krümmung der Krystalllinse compensirt. Zum deutlichen Sehen unter Wasser ist eine Convexbrille oder (Dudgeon) eine aus Uhrgläsern und einem Rohr zusammengesetzte concave Luftlinse erforderlich, welche letztere zugleich in der Luft das Sehen nicht hindert. Die p. 374 berechneten Brennweiten der Linse für sich in den Augenflüssigkeiten (43,797 mm.) sind zugleich die des Auges unter Wasser.

b. Der Mechanismus der Accommodation.

Die objectiven Veränderungen bei der Accommodation bestehen in einer Vorwölbung der vorderen Linsenfläche (Cramer) und in einer Verengerung der Pupille. Die letztere ist ohne Weiteres sichtbar, die erstere am besten durch die Spiegelbildchen der drei brechenden Flächen (p. 363 f.), bei seitlich aufgestelltem leuchtenden Objecte (Purkinje, Sanson); das mittlere, grösste und verwaschenste derselben, welches von der vorderen Linsenfläche herrührt, verkleinert sich bei der Accommodation für die Nähe und nähert sich dem ersten, von der Hornhaut gebildeten, woraus man schliesst, dass die vordere Linsenfläche sich stärker krümmt und nach vorn bewegt.

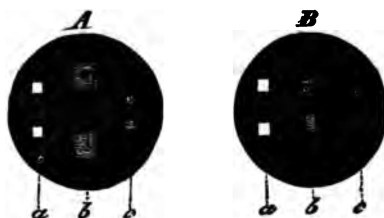


Fig. 59.

Zur genaueren ophthalmometrischen Messung der Veränderung ist es zweckmässig, zwei helle Quadrate als Object zu nehmen (Helmholtz); Fig. 59 stellt die Bilder derselben dar, A für Ruhe, B für den accommodirten Zustand (a Hornhautbild, b vorderes, c hinteres Linsenbild). Auch die hintere Linsenfläche krümmt sich ein wenig stärker. Die Vorwölbung der Linse lässt sich auch an der Iris, deren Pupillarrand jener direct aufliegt, durch das Vordrängen derselben bei strenger

Profilbetrachtung des accommodirenden Auges nachweisen, und ebenso durch die Ortsveränderung der caustischen Linie, welche ein seitlich aufgestellter Lichtpunct durch die schiefe Brechung an der Hornhaut auf die gegenüberliegende Irishälfte wirft, und welches sich beim Accommodiren dem Rande nähert (Helmholtz).

Verlagerung der Netzhaut, etwa durch Compression des Bulbus mittels der äusseren Augenmuskeln (also ein Accommodationsmodus, welcher dem des Photographen an der Camera entsprechen würde), ist sicher nicht an der Accommodation betheiligt, da die letztere durch Mangel der Augenmuskeln nicht gestört wird. Die Pupillenverengerung kann nicht das Wesentliche des Accommodationsactes sein, da sie keine Wirkung auf die Lage des Bildes haben kann, auch die Accommodation vor der Verengerung eintritt (Donders), und bei Mangel oder Spaltung der Iris nicht gestört ist, während sie bei Mangel der Linse durchaus fehlt (Young, Donders). Der Sinn der Pupillenverengerung ist vermuthlich darin zu suchen, dass bei einer stärker gewölbten Linse die sphärische Abweichung grösser wird und daher eine umfangreichere Abblendung der Randstrahlen erforderlich ist. Der eigentliche accommodirende Act ist also die Formveränderung der Linse, und der Effect derselben im Sinne der Verkleinerung der Brennweiten ergiebt sich auch sogleich, wenn man die Cardinalpunctlagen für das ruhende und das accommodirte Auge vergleicht (Helmholtz).

(Vorzeichen — bedeutet vor der Hornhaut.)	Ruhend (p. 364, 374)	Accommodirt
Ophthalmometrisch gefunden:		
Krümmungsradius der Hornhaut	8	8
„ „ vord. Linsenfläche	10	6
„ „ hint. „	6	5,5
Ort der vord. Linsenfläche	3,6	3,2
„ „ hint. „	7,2	7,2
Daraus berechnet (p. 373 f.):		
Ort des 1. Hauptpuncts	1,9403	2,0330
„ „ 2. „	2,3563	2,4919
„ „ 1. Knotenpuncts	6,957	6,515
„ „ 2. „	7,373	7,974
„ „ 1. Brennpuncts	—12,918	—11,241
„ „ 2. „	22,231	20,248
Erste Brennweite	14,858	13,274
Zweite „	19,875	17,756

Die accommodative Veränderung der Linse geschieht durch den Ciliarmuskel oder Brücke'schen Muskel, welcher aus radiären und

circulären Fasern besteht. Die ersteren, welche die Hauptmasse bilden, entspringen vorn von der Umschlagsstelle der Membrana Descemetii, da wo sie von der Cornea auf die Iris übergeht (Lig. iridis pectinatum) und setzen sich an die Processus ciliares der Chorioidea an; die unbedeutenden circulären Fasern, welche nach innen von den ersteren im vordersten Theile des Muskels liegen, umgeben den Rand der Linse. Die radiären Fasern ziehen für sich den vorderen Rand der Chorioidea nach vorn; nach einer sehr wahrscheinlichen Annahme wird hierdurch die Zonula Zinnii, deren Spannung in der Ruhe den Linsenrand nach hinten und aussen zieht, also die Linse abflacht (die Linse ist nach dem Ausschneiden stärker gewölbt als im Auge), durch Näherung ihrer hinteren Insertion an die vordere abgespannt und somit ein Dickerwerden der Linse bewirkt (Helmholtz). Die Mitwirkung der circulären Fasern ist noch nicht genügend aufgeklärt. Fig. 60 zeigt einen Durchschnitt des vorderen Augentheils, links für die Ferne, rechts für die Nähe eingestellt.

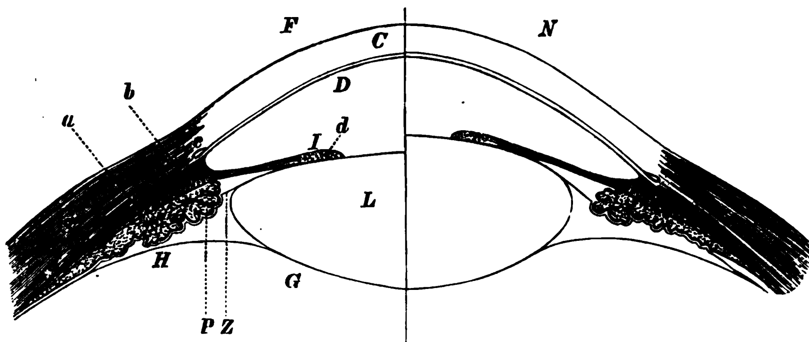


Fig. 60.

C Cornea, S Sclera, I Iris, L Linse, G Glaskörper, D Membrana Descemetii, P Processus ciliares, H Hyaloidea, Z Zonula Zinnii, a radiäre, b circuläre Fasern des Ciliarmuskels, c Canalis Schlemmii, d Sphincter iridis.

Die Nervenfasern für den Accommodationsapparat liegen in den Nervi ciliares, deren Reizung bei Thieren Vorwölbung der Linse hervorbringt; sie stammen aus dem Oculomotorius, und haben ihr Centrum in den Vierhügeln (Hensen & Völckers).

Ueber die ziemlich geringe Geschwindigkeit der Accommodation fehlt es an übereinstimmenden Angaben; die Einstellung für die Nähe erfolgt nach den Einen (Hensen & Völckers) langsamer, nach Anderen (Coccius, Bäuerlein) schneller, als für die Ferne.

Zwischen den Nerven für die Accommodation, die Iris und die äusseren Augenmuskeln scheint ein noch wenig erforschter centraler Connex zu bestehen. Hierfür spricht: 1. das Verhalten der Pupille bei der Accommodation (s. oben); 2. mit

Rotation der Bulbi nach innen ist Verengerung der Pupillen (s. u.) und unwillkürliche Accommodation für die Nähe verbunden (Czermak); 3. das Atropin, welches die Pupille erweitert, lähmt zugleich, wie schon erwähnt, die Accommodationsfähigkeit; umgekehrt bewirkt die Calabar-Bohne Verengerung der Pupille und krampfhafte Accommodation für die Nähe. Beide Augen sind stets in gleichem Accommodationszustande, auch wenn, wie bei binocularer Betrachtung eines nicht median liegenden Objectes, der betrachtete Punct von beiden ungleich entfernt ist.

Mit zunehmendem Alter, schon vom 15. Jahre an (Mac-Gillavry), nimmt das Accommodationsvermögen für die Nähe ab, vermuthlich durch Härterwerden der Linse (Donders); auch Abnahme der Refraction (Presbyopie) stellt sich im Alter ein.

7. Die Iris und die Pupille.

Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, analog den Diaphragmen optischer Linseninstrumente, sowie zur Regulirung der ins Auge dringenden Lichtmenge, dient die Iris mit ihrer centralen Oeffnung, der Pupille. Die Weite der letzteren wird bestimmt durch den Contractionszustand der beiden antagonistischen Irismuskeln, des Sphincter und Dilatator pupillae. Ersterer bildet eine Ringfaserschicht um die Pupille, letzterer hat radial gerichtete Fasern; jener ist vom Oculomotorius; dieser vom Sympathicus abhängig; die Oculomotoriusfasern treten durch das Ganglion ciliare und die Ciliarnerven zur Iris, die Sympathicusfasern verlaufen grösstentheils im Trigeminus (s. unten). Werden beide Muskeln, oder ihre Nerven, gleich stark gereizt, so überwiegt der Sphincter, so dass sich die Pupille verengt. Sie verengt sich ferner bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse und erweitert sich bei Durchschneidung des Oculomotorius. Man muss also annehmen, dass beide antagonistische Muskeln durch beständige centrale Erregung ihrer Nerven tonisch contrahirt sind.

Die physiologischen Veränderungen der Pupillenweite sind folgende:

1. Die Pupille verengt sich reflectorisch, wenn Licht in das Auge fällt, und um so stärker, je intensiver das Licht, und je grösser die beleuchtete Netzhautfläche ist. Hierdurch wird die Beleuchtung der Retina einigermassen regulirt. Die Verengerung tritt auch ein bei Reizung des Opticusstammes (Mayo), und bleibt aus nach Durchschneidung des Oculomotorius. Reizung Einer Netzhaut oder Eines Opticus genügt, um beide Pupillen zu verengen. Ueberhaupt sind beide Pupillen im normalen Zustande stets genau gleich weit (Donders). Der Sphinctertonus ist reflectorische Wirkung des Opticus, nach dessen Durchschneidung die des Oculomotorius nicht mehr erweiternd wirkt (Knoll).

2. Bei der Accommodation für die Nähe verengt sich die Pupille (p. 379) durch associirte Erregung der pupillenverengenden Nerven.

Die Pupillenverengerung auf Lichteindrücke beginnt im Mittel 0,49 (0,4 Listing) Sec. nach der Reizung, ihr Maximum tritt 0,58 Sec. nach der Reizung ein. Die accommodative Verengerung beginnt 0,41 Sec. und erreicht ihr Maximum 1,13 Sec. nach dem Impulse. Die Erweiterung auf Sympathicusreizung beim Kaninchen beginnt 0,89 Sec., Maximum 3,40 Sec. nach dem Beginne der Reizung (Arlt jun.).

3. Drehung des Bulbus nach innen bewirkt Pupillenverengerung, ebenfalls durch associirte Erregung der verengenden Fasern.

4. Im Schlafe sind die Pupillen verengt; es ist streitig, ob dies auf Reizung des Oculomotorius oder auf Nachlass des Dilatatortonus beruht. Die Reaction auf Licht ist im Schlafe erhalten (Hirschberg u. A.).

5. Erregung sensibler Nerven bewirkt reflectorisch eine Pupillenerweiterung (Bernard, Westphal; nach Foà & Schiff genügt schon der schwächste Tasteindruck).

6. Starke Muskelanstrengungen (namentlich starke In- und Exspirationen) sind mit Pupillenerweiterung verbunden (Romain-Vigouroux).

Ausserdem bemerkt man schon in der Norm bei jedem Pulse eine sehr geringe Verengerung, ebenso bei jeder Exspiration; überhaupt scheint jeder Blutzufluss zur Iris eine Verengerung zu bewirken; so erklärt sich auch die bei Abfluss des Humor aqueus eintretende Pupillenverengerung (Hensen & Völckers).

7. Während der Dyspnoe ist eine Pupillenerweiterung vorhanden, die mit dem Eintritt der Asphyxie vorübergeht. Dieselbe bleibt aus, wenn vorher der Sympathicus durchschnitten worden.

8. Zahlreiche Gifte bewirken, sowohl bei Einführung in das Blut als bei örtlicher Application, Veränderungen der Pupille. Erweiternd wirken die sog. Mydriatica, deren hauptsächlichstes das Atropin ist, verengend die sog. Myotica, namentlich Physostigmin, Nicotin, Muscarin, Morphin. Die mydriatischen Gifte machen zugleich permanente Einstellung des Auges auf den Fernpunct, und die myotischen permanente Einstellung auf den Nahepunct, d. h. erstere bewirken Lähmung und letztere Krampf des Accommodationsapparats. Wird die eine Pupille durch Atropin erweitert, so ist die andere durch den vermehrten Lichteinfall in das atropinisirte Auge reflectorisch verengt. Es ist nachgewiesen, dass die Wirkung der Mydriatica und

Myotica hauptsächlich oder ausschliesslich auf Lähmung, resp. Reizung der Nervenenden im Sphincter (und im Ciliarmuskel) beruhen.

Die Physiologie der Iris und ihrer Innervation bietet noch zahlreiche ungelöste Schwierigkeiten. Zunächst ist die Existenz des Dilatator anatomisch nicht ganz unangefochten, und man hat versucht (Grünhagen), die Wirkung der Sympathicusreizung, der Dyspnoe etc. auf vasomotorische Wirkungen zurückzuführen, da sie den übrigen Gefässwirkungen ziemlich parallel gehen, und der Verlauf der Irisgefässe dieser Ansicht günstig scheint. Indess tritt bei Sympathicusreizung die Pupillenerweiterung nicht gleichzeitig mit der Gefässcontraction am Auge ein, und der Verlauf der auf die Gefässe des Auges wirkenden Fasern ist zum Theil verschieden von dem der pupillenerweiternden, ein Theil der letzteren verläuft nicht im Grenzstrang, sondern mit der Vertebralarterie (Bernard, François-Franck); endlich macht local beschränkte, directe Reizung am Irisrande locale Erweiterung (Bernstein & Dogiel u. A.). — Nicht völlig aufgeklärt ist die Betheiligung des Trigeminus an der Pupilleninnervation. Seine Durchschneidung macht eine vorübergehende Erweiterung, und dann Verengerung, diese Erfolge sind von der Integrität des Oculomotorius unabhängig. Erstere muss ohne Zweifel als Folge von Reizung betrachtet werden. Die Verengerung rührt grösstentheils davon her, dass die Sympathicusfasern in der Bahn des Trigeminus dem Auge zugeführt werden; jedoch bewirkt nach vielen Autoren (Bernard, Schiff u. A.) auch Reizung des Trigeminus an seinem Ursprung Erweiterung, so dass ihm neben dem Sympathicus dilatirende Fasern zugeschrieben werden. Manche schreiben ihm auch verengernde Fasern zu, worauf einige Beobachtungen nach Lähmung des Oculomotorius zu deuten scheinen (Schiff, v. Gräfe); auch im Abducens sind zuweilen verengernde Fasern enthalten (Adamük). — Gewisse Erscheinungen deuten darauf, dass in der Iris selbst noch gangliöse Centra enthalten sind, welche die Vermittlung zwischen Nerven und Muskeln bilden, vor Allem findet eine Verengerung der Pupille durch Licht auch an der ausgeschnittenen Iris statt (Brown-Séquard), ferner geschieht die Wirkung der Mydriatica und Myotica bei localer Application auch nach Aufhebung des centralen Sphinctertonus, z. B. nach Durchschneidung des Ganglion ciliare (Hensen & Völckers), ja am ausgeschnittenen Auge (de Ruyter, Rottmann). — Die nächsten cerebrospinalen Centra liegen für die Verengerungsnerven am Boden des 3. Hirnventrikels, dicht am Aquaeductus Sylvii (Hensen & Völckers), für die Erweiterungsnerven im Centrum ciliospinale (p. 286), auf welches aber das verlängerte Mark (Schiff), die Vierhügel (Hensen & Völckers) und andere Hirntheile einwirken.

8. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel.

Das Pupillenfeld eines Auges erscheint stets völlig schwarz, d. h. das beobachtende Auge empfängt aus dem beobachteten kein reflectirtes Licht. Eine scheinbare Ausnahme machen die albinotischen Augen, deren Pupillenfeld roth aussieht; dies rührt aber nur von dem durch die Sclera und die pigmentlose Chorioidea eindringenden Lichte her, denn die Pupille wird schwarz, wenn man dies Licht durch einen

vor das Auge gestellten Schirm (mit einer Oeffnung von der Grösse der Pupille) abblendet (Donders). Die Ursache der Dunkelheit des Pupillenfeldes liegt theils in der Absorption des auf die Netzhaut fallenden Lichtes durch das schwarze Pigment hinter derselben, theils darin, dass der nicht absorbirte Antheil sich so verhalten muss, als ob die Netzhaut Licht aussendete; die von einem Netzhautpunct ausgehenden Strahlen müssen sich aber in der zur Netzhaut conjugirten äusseren Fläche vereinigen. Bildet sich die Lichtquelle, etwa eine Flamme, in der Netzhaut scharf ab, so ist sie selbst zur Netzhaut conjugirt und das reflectirte Licht kehrt daher zur Lichtquelle zurück (vgl. p. 366, § 4).

Befindet sich die Pupille des Beobachters in dem Felde der reflectirten Strahlen, so muss das Pupillenfeld des beobachteten Auges erleuchtet erscheinen. Dies lässt sich auf zwei Arten erreichen: 1. Der Beobachtete A ist für den beleuchtenden Lichtpunct nicht accommodirt, so dass auf seine Netzhaut ein Zerstreuungskreis fällt; diesem Zerstreuungskreise entspricht ein grosses rundes Bild in der zur Netzhaut conjugirten Ebene; befindet sich nun der Beobachter B mit seiner Pupille dicht neben dem Lichtpunct, also in dem reflectirten Strahlenkegel, so sieht er die Pupille von A roth erleuchtet (Brücke). 2. Wird zwischen B und A ein unbelegter oder mit einem kleinen Loche versehener Spiegel so aufgestellt, dass er das Licht einer seitlichen Lampe in das Auge A reflectirt, so wird ein Theil der aus A zurückkehrenden Strahlen, statt zur Flamme, in das Auge B gelangen, und auch so erscheint die Pupille A roth erleuchtet (Augenspiegel von Helmholtz, vgl. Fig. 61, 62). Die rothe Farbe rührt von der Blutcirculation der Netzhaut her.

Der Augenspiegel ermöglicht eine wichtige Anwendung zur Beobachtung der Netzhaut im lebenden Auge (Helmholtz). Hierzu ist aber nicht allein erforderlich, dass das von A reflectirte Licht in das Auge B gelange, sondern auch, dass die Netzhaut A sich auf der Netzhaut B abbildet. Ohne Weiteres ist dies möglich, wenn beide Augen emmetropisch und in Accommodationsruhe sind; die von der Netzhaut A kommenden Strahlen sind dann parallel und vereinigen sich in der Netzhaut B. Etwas Aehnliches würde stattfinden, wenn das eine Auge myopisch und das andere zufällig in entsprechendem Grade hypermetropisch wäre, oder wenn in einem oder beiden Augen Accommodation zu Hülfe käme. Allgemein aber ist die Forderung nur mit Hülfe von Linsen erfüllbar, entweder einer Convexlinse

(Fig. 61), in welchem Fall die beobachtete Netzhaut reell und verkehrt erscheint, oder mit einer Concavlinse (Fig. 62), welche ein virtuelles aufrechtes Bild der Netzhaut liefert.

In den Figuren 61 und 62 stellt A das beobachtete und B das beobachtende Auge dar, L die Hülfslinse. Der Augenspiegel SS (concav behufs grösserer Lichtstärke) und seine Lampe F sind nur angedeutet. Der Hintergrund $a\,b$ der beobachteten Netzhaut bildet sich verkehrt und reell in $a'\,b'$ ab, d. h. in der zu $a\,b$ conjugirten Ebene. Dies Bild ist nun für die eingeschaltete Linse L virtuelles Object (vgl. p. 373) und es entsteht das kleinere Bild $a''\,b''$, welches im Fall der Convexlinse verkehrt und reell bleibt, im Fall der Concavlinse sich umkehrt, also virtuell und aufrecht wird. Das Auge B muss sich in Sehweite vom Bilde $a''\,b''$ befinden, damit dieses sich auf dessen Netzhaut (in $a'''\,b'''$) abbilde. Befände sich das Auge B ohne Hülfslinse in Sehweite hinter dem Bilde $a'\,b'$, so würde es nur einen verschwindend kleinen Theil dieses sehr lichtschwachen Bildes wahrnehmen. In den Figuren ist ein centrales Strahlenbündel (von c aus) mit ausgezogenen Linien dargestellt, um die Orte der Bilder anzugeben, dagegen mit unterbrochenen Linien die von a ausgehenden Hauptstrahlen, um die Grösse der Bilder zu finden.

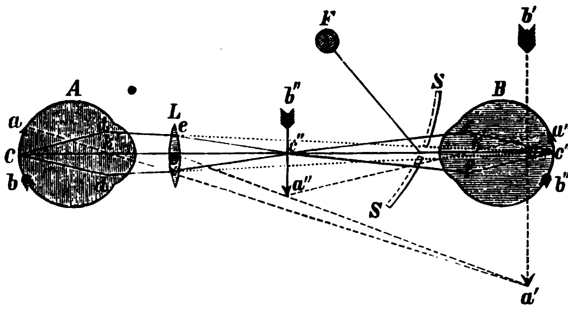


Fig. 61.

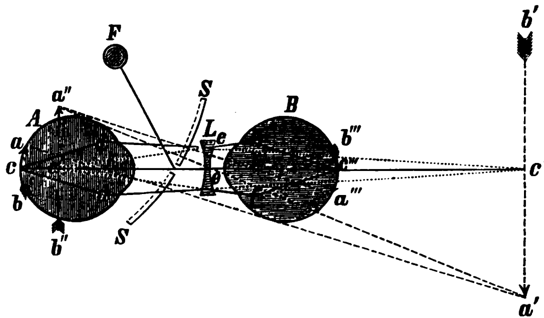


Fig. 62.

Der Augenspiegel, auf dessen verschiedene Formen hier nicht eingegangen werden kann, kann auch zur Erkennung und Bestimmung von Ametropie dienen (vgl. p. 377 f.). Sind nämlich beide Augen A und B auf ihren Fernpunct eingestellt und das beobachtende Auge emmetropisch, so ist die zum Erkennen nöthige Linse die zur Correction von A erforderliche und giebt also Sinn und Grad seiner Ametropie an; ist auch das beobachtende Auge ametropisch, so muss dies in Rechnung gezogen werden; stets sind im Falle des Erkennens die Fernpuncte beider Augen für die erforderliche Linse conjugirte Puncte.

Das von der Chorioidea nicht absorbirte Licht, welches also reflectirt wird, macht trotzdem für das Sehen keine Störung, es muss also verhindert sein, andere Netzhautstellen zu treffen. Man erklärt sich dies durch folgende Theorie (Brücke):

Vor jedem Puncte der Chorioidea befindet sich das Aussenglied eines Stäbchens oder Zapfens der Netzhaut; diese Gebilde sind aber stark lichtbrechend und von einander durch eine schwach lichtbrechende Substanz getrennt. Das von dem Chorioideapuncte ausgehende Licht ist also durch totale Reflexion verhindert, in benachbarte Stäbchen überzugehen, und ist also genöthigt, nahezu ausschliesslich die zur Chorioidea senkrechte Richtung innezuhalten.

Viele Thiere besitzen an einem Theile ihrer Chorioidea eine blaugrün schillernde, stark reflectirende Fläche, deren Bedeutung unbekannt ist, das Tapetum; hier muss die vorstehende Einrichtung besonders wichtig sein. Die Augen dieser Thiere leuchten häufig im Dunkeln, jedoch nur durch Reflexion noch vorhandenen Lichtes. Im absolut dunklen Raum findet nie Leuchten statt (J. Müller).

9. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparats.

a. Der Grad der Achromasie.

Weisses Licht wird bekanntlich durch die Brechung in seine farbigen Componenten zerlegt, weil diese verschiedene Brechbarkeit besitzen. Geht daher von einem Objectpuncte weisses Licht aus, so muss derselbe im Auge statt eines einzigen eine Reihe von hinter einander liegenden Bildpuncten haben, der vorderste für die brechbarsten (violetten), der hinterste für die am wenigsten brechbaren (rothen) Strahlen. Das Auge kann daher für einen weissen Punct nie vollkommen accommodiren: accommodirt es z. B. so, dass der Bildpunct der violetten Strahlen in die Retina fällt, so erscheinen die übrigen Farben in concentrischen Zerstreuungskreisen, die um so grösser sind, je weiter die Farbe vom Violett entfernt ist; da sich nun in der Mitte alle Zerstreuungskreise und der violette Punct decken, so entsteht ein weisser Fleck mit farbigen Rändern. Ebenso muss ein jeder weisse Gegenstand weiss mit farbigen Rändern erscheinen, da die farbigen Zerstreuungsbilder sich bis auf die Ränder sämmtlich decken. Accommodirt man für eine mittlere Farbe, etwa Grün, so entstehen zwei Reihen von farbigen Zerstreuungskreisen, diese decken sich auch an den Rändern zum Theil so, dass complementäre Farben auf einander fallen, so dass auch die Ränder grösstentheils weiss erscheinen. Letzterer Umstand trägt dazu bei, dass wir die farbigen Ränder beim gewöhnlichen Sehen nicht wahrnehmen; dieselben sind überhaupt wegen des geringen Dispersionsvermögens der Augenmedien (etwa gleich dem des destillirten Wassers, Helmholtz) nur unbedeutend und verschwinden vollends gegenüber dem stärkeren weissen Lichteindruck der Mitte; möglicherweise wirkt auch die Zusammenstellung der verschiedenen Augenmedien etwas achromatisirend, analog den Flint- und Crownglas-Linsen der optischen Instrumente. — Um die farbigen Ränder deutlich wahrzunehmen, muss man, wie aus Obigem hervorgeht, nicht für eine mittlere, sondern für eine extreme Farbe (Roth oder Violet) accommodiren; dies erreicht man selbstverständlich am sichersten, wenn man gar nicht für den Gegenstand selbst accommodirt. Weisse Felder erscheinen daher bei zu ferner Accommodation mit einem schwach rothgelben, bei zu naher mit einem blauen Rande; ein durch ein rothviolettes Glas gesehener Lichtpunct erscheint bei Accommodation für die rothen Strahlen roth mit violettem Zerstreuungskreis, im anderen Falle umgekehrt. Ferner sieht man die Chromasie des Auges sehr leicht, wenn man die Pupille mittels eines

Papierblatts grossentheils verdeckt (Helmholtz): Es sei *W* (Fig. 63) ein weisser Punct und *v* sein violetter, *r* sein rother Bildpunct; wird jetzt durch den Schirm *B* der Strahlenkegel grossentheils weggenommen, so dass nur der Theil *a* wirksam

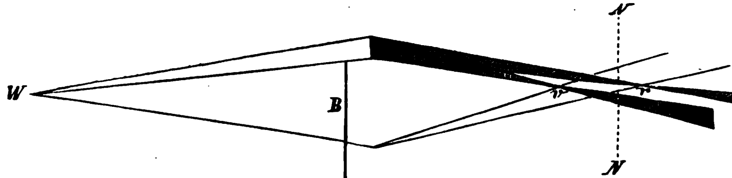


Fig. 63.

bleibt, so ist der vertical schraffirte Theil der violette, der schräg schraffirte der rothe Antheil der Strahlen; die Netzhaut *NN* empfängt also, wo sie auch liege, farbige Zerstreuungsbilder, die sich nicht decken, sondern wie im Spectrum auf einander folgen, also im Falle der Figur oben roth, dann gelb, grün etc., unten violett. Im Gesichtsfelde ist natürlich die Lage umgekehrt (s. unten); jeder leuchtende Punct erscheint als ein nach oben violettes, nach unten rothes Spectrum. Hieraus folgt, dass ein dem Rande des bedeckenden Blattes *B* paralleler weisser Streifen nach der Seite hin, von der die Bedeckung der Pupille erfolgt, einen rothgelben, nach der andern einen blauvioletten Rand zeigt, oder allgemeiner, dass die Grenze zwischen Schwarz und Weiss, wenn die Bedeckung der Pupille vom Schwarz her erfolgt, gelblich, wenn vom Weiss her, bläulich erscheint (Helmholtz).

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich auch, dass der Bereich des deutlichen Sehens für verschiedene Farben verschieden ist. Offenbar muss Nahe- und Fernpunct für violettes Licht bedeutend näher liegen, als für rothes; man kann dies daran erkennen, dass man, um Puncte verschiedener Farbe bei gleichem Abstand durch ein Fernrohr deutlich zu sehen, das letztere verschieden einstellen muss (Fraunhofer). Rothe Flächen endlich erscheinen näher als in gleicher Ebene befindliche blaue, weil das Auge für erstere stärker accommodiren muss und daraus (s. unten) auf grössere Nähe urtheilt (Brücke).

b. Der Grad der Aplanasie.

Der Satz von der Homocentricität der Strahlenbündel (p. 365 f.) gilt nur für sehr kleine Einfallswinkel; bei umfangreichen Strahlenbündeln schneiden sich die vom Mittelstrahl entfernteren nicht im Vereinigungspunct der centralen Strahlen, sondern haben eine kürzere Brenn- oder Bildweite, so dass sie Zerstreuungskreise um den Bildpunct verursachen. Vorrichturgen, in welchen diese Abweichung der Randstrahlen unschädlich gemacht ist, nennt man aplanatische. Der Grad der Aplanasie des Auges lässt sich nicht bestimmen, weil die Randstrahlen wie in den meisten optischen Instrumenten durch ein Diaphragma, die Iris, grossentheils abgeblendet werden. Man vermuthet einen ziemlichen Grad von Aplanasie wegen folgender Umstände (Helmholtz): 1. Die Hornhautfläche ist nicht streng sphärisch, sondern stellt ein grossaxiges Rotationsellipsoid dar, indem die Krümmung von der Mitte nach dem Rande abnimmt; hierdurch muss die stärkere Brechung der Randstrahlen in gewissem Grade compensirt werden. 2. In gleichem Sinne muss die Linsenschichtung wirken, da die Randstrahlen Substanz von geringerem

Brechungsvermögen durchlaufen und durch die stärkst gekrümmten brechenden Flächen nicht hindurchgehen.

c. Der Grad der Periscopie.

Für schief auffallende Strahlenbündel sind ebenfalls die Einfallswinkel so gross, dass sie sich nicht homocentrisch abbilden können. Ein unendlich dünnes, schief einfallendes Strahlenbündel bildet nach der Brechung ein System, welches keinen Vereinigungspunct hat, sondern durch zwei Brennlinien hindurchgeht, welche zu einander und zum mittleren Strahl senkrecht stehen; der Abstand zwischen beiden Brennlinien heisst die Brennstrecke (Sturm). Je länger die Brennstrecke eines solchen (astigmatischen) Systems, um so weniger brauchbar ist das Bild, da jeder Bildpunct in eine Linie verzerrt ist, deren Richtung von der Stellung der auffangenden Fläche abhängt. Im Allgemeinen ist die Astigmasie des Bildes dem Quadrate des Sinus der Incidenzschiefe proportional (Hermann). Im Vergleich mit anderen optischen Instrumenten ist nun die Periscopie, d. h. der Winkelbereich des brauchbaren Gesichtsfeldes (genauer: das Verhältniss zwischen Sinusquadrat des Incidenzwinkels und Astigmasie), beim Auge ungemein gross, und dieselbe Eigenschaft hat auch die Krystalllinse für sich (Hermann & Peschel, Rasmus & Wauer). Die Theorie ergiebt, dass die Linsenschichtung die Wirkung hat, die Periscopie sehr bedeutend zu vergrössern, d. h. für gegebene Incidenzschiefe die Brennstrecke kürzer zu machen, als bei einer homogenen Linse von gleicher Brennweite (Hermann, Matthiessen).

d. Die Asymmetrien der brechenden Flächen und Medien.

Auch abgesehen von der elliptischen Gestalt der meridianalen Hornhautdurchschnitte (s. oben sub b) weicht die Hornhaut von der Kugelgestalt ab, sie ist nämlich in verschiedenen Meridianen verschieden stark gekrümmt, meist im verticalen am stärksten, im horizontalen am schwächsten (direct durch die Spiegelbilder ophthalmometrisch nachweisbar, vgl. p. 364). Wiederum macht dies das gebrochene Bündel astigmatisch, und zwar gehen hier die beiden Brennlinien (s. oben) durch die Brennpuncte der beiden Hauptmeridiane hindurch, also im angegebenen Falle hat das Auge statt eines Brennpuncts eine nähere horizontale und eine entferntere verticale Brennlinie. Bei starkem Astigmatismus kann natürlich kein Gegenstand sich scharf abbilden, doch findet man leicht, dass die Verzerrung der Bildpuncte in gewissen Fällen wenig merklich wird, dass nämlich horizontale Linien sich gut abbilden, wenn die Netzhaut mit der vorderen Brennlinie zusammenfällt, verticale, wenn mit der hinteren. Für horizontale Linien wäre also das Auge auch etwas kurzsichtiger als für verticale, was für die meisten Augen zutrifft (Young, Donders, Knapp). Die Correction des Astigmatismus geschieht bei abnormen Graden durch cylindrische Brillengläser, deren krümmungslose Dimension man (im Falle des Convexglases) nach dem stärkstgekrümmten Hauptmeridian orientirt; oder auch durch schiefgestellte Linsen (vgl. sub c).

Die vorstehende Abweichung wird als regelmässiger Astigmatismus bezeichnet; unregelmässigen Astigmatismus nennt man dagegen die Wirkung von regellosen Krümmungs- und Indexabweichungen im Auge; so hat die Hornhaut beständig kleine Unebenheiten (Thränen, Schleim etc.), die Linse hat vermöge ihrer radialen Faserung in verschiedenen Meridianen nicht denselben Index. In diesen

Unregelmässigkeiten liegt der Grund, warum, namentlich im Zerstreuungsbilde, ein leuchtender Punct nicht punctförmig, sondern sternförmig gesehen wird (Fixsterne, entfernte Lichter etc.) und warum Linien u. dgl. bei ungenauer Accommodation zuweilen mehrfach erscheinen (Polyopia monophthalmica).

e. Der Grad der Centrirung.

Die Centrirung der brechenden Flächen ist eine nur annähernde, wie unten sub III. bei Bestimmung der Sehaxenlage gezeigt wird (Brücke). Die Folge unzureichender Centrirung ist wiederum eine Astigmasie der homocentrisch einfallenden Strahlenbündel, da ganz allgemein jedes solches Bündel, wenn es nicht senkrecht zu einer sphärischen Fläche oder einem centrirten System solcher Flächen einfällt, die Eigenschaft hat, nach der Brechung zwei Brennlinien zu bilden. Jedoch sind die Abweichungen der Centrirung meist zu klein, um das Sehen zu stören. In Fällen, wo (wie beim Entdecker des Astigmatismus, Young) Elimination der Hornhaut durch Wasser (p. 379) den Astigmatismus nicht beseitigt, ist vielleicht Centrirungsmangel der Linsenschichtung als Ursache anzusehen.

II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung.

1. Der Ort der Erregung.

Als Aufnahmeapparate (p. 323) des Sehnerven sind die Stäbchen und Zapfen der äusseren Netzhautlamelle erkannt worden (H. Müller). Die Beweise sind folgende:

1. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, an welcher die Netzhaut nur aus Opticusfasern ohne die übrigen Netzhautgebilde besteht, ist zur Lichtwahrnehmung unfähig; sie heisst daher der blinde Fleck (auch Mariotte'scher Fleck). Fixirt man mit dem rechten Auge den Punct a (Fig. 64) aus einer Entfernung, welche 3 mal so gross wie die Linie AB ist, so verschwindet der Fleck b vollkommen; sein Bild fällt nämlich in den blinden Fleck, der etwa $3\frac{1}{2}$ mm. nach innen von der Netzhautmitte liegt, auf welche das Bild von a fällt. Durch das Verschwinden einer hin und her geführten Zeichenspitze kann man die Begrenzung der blinden Stelle noch genauer feststellen; sie entspricht etwa der Punctlinie c, deren Vorsprünge den

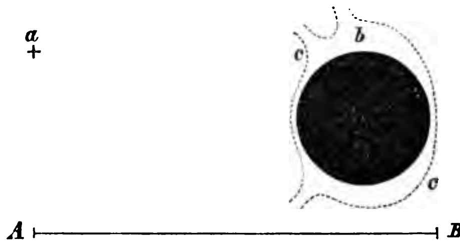


Fig. 64.

Gefässabgängen entsprechen. Ueber die Rolle des blinden Flecks im Gesichtsfelde s. unten sub III.

2. Die Sehschärfe (s. unten sub III.) ist auf der Netzhaut entsprechend der Zusammendrängung der Stäbchen und Zapfen, besonders aber der letzteren, vertheilt, und ist in der Fovea centralis, welche nur dichtgedrängte Zapfen enthält, und in welcher die übrigen Netzhautelemente fehlen, am grössten; man schliesst hieraus, dass die Zapfen ein noch vollkommneres Perceptionsorgan sind als die Stäbchen.

3. Die Purkinje'sche Aderfigur (s. unten, entoptische Erscheinungen) lehrt, dass die percipirenden Netzhautelemente hinter den Netzhautgefässen liegen, und zwar um etwa so viel wie die Stäbchen- und Zapfenschicht.

Ueber die speciellere Function der Stäbchen und Zapfen s. unten p. 400. Die Function der übrigen specifischen Netzhautelemente, der Körnerschichten und der Ganglienschicht ist durchaus unbekannt. Die zu innerst liegende Schicht der Opticusfasern muss mit den Stäbchen und Zapfen in einer nervösen Verbindung stehen, welche in den Müller-schen Radialfasern gesucht wird; in welcher Weise die Ganglienzellen und Körner in diese Verbindung eingeschaltet sind, weiss man nicht. Die Nichterregbarkeit der Körner und Ganglienzellen durch Licht ist strenggenommen nicht erwiesen, wenn auch sehr wahrscheinlich.

2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht.

Die Art und Weise der Umsetzung von Licht in Nervenerregung ist eine ebenso ungelöste Frage, wie die entsprechenden Fragen bei den übrigen Sinnesorganen. Jedoch ist es gelungen, in der Netzhaut wenigstens einige directe Wirkungen des Lichtes nachzuweisen.

a. Die Veränderung der Farbe.

Die Netzhaut eines Auges, welches längere Zeit vor Licht geschützt war, hat eine purpurrothe Farbe, welche ausschliesslich den Aussengliedern der Stäbchen angehört; durch Licht wird diese Farbe schnell gebleicht, während des Lebens aber stets wieder regenerirt (Boll, 1876). Die rothe Farbe, der Netzhaut- oder Sehpurpur, ist nur im Lichte sehr vergänglich, wird dagegen durch das Absterben der Netzhaut nicht zerstört (Kühne). Die Bleichung geschieht am schnellsten durch gelb-grünes Licht, dann folgt Grün, Blau, Gelb, Orange, Violett, Ultraviolett, zuletzt Roth; Wärme beschleunigt dieselbe. Die Regeneration erfolgt unter dem Einfluss des anliegenden Pigmentepithels der Chorioidea, bei dem jedoch das

Pigment selbst nicht betheiligt sein kann, da die Regeneration auch in albinotischen Augen und auf dem Tapetum stattfindet (Kühne). Auch lange nach Durchschneidung des Sehnerven sind diese Vorgänge noch vorhanden (Holmgren). Da im Lichte gebleichte Netzhäute noch Lichtempfindung vermitteln, die Zapfen ferner des purpurnen Farbstoffs entbehren, so kann derselbe nicht das Sehen bedingen, sondern scheint nur die Erregbarkeit der Stäbchen zu erhöhen, welche ähnlichen Bedingungen unterliegt, wie die Menge des Farbstoffs (vgl. unten sub 3a). Immerhin ist es möglich, dass auch das Sehen selbst auf ähnlichen photochemischen Veränderungen der Stäbchen und Zapfen beruht, die betr. Substanzen aber farblos oder höchst vergängliche Farbstoffe sind.

Von den Eigenschaften des Sehpurpurs ist noch Folgendes erwähnenswerth (Kühne u. A.): Zur Untersuchung wird das Thier mehrere Stunden im Dunkeln gelassen und die Netzhaut bei Natriumbeleuchtung präparirt. Der Sehpurpur fehlt der stäbchenfreien Fovea centralis und den stäbchenlosen Reptiliennetzhäuten, allen Wirbellosen, ferner beim Menschen in den Stäbchen nahe der Ora serrata; das Kaninchen hat eine besonders purpurreiche horizontale Zone (Sehleiste). Die Bleichung, bei welcher braune und gelbe Zwischenstufen auftreten, kann zur Fixirung der Netzhautbilder benutzt werden (Optogramme), welche freilich dem Lichte nicht Stand hält. Viele chemische Agentien, ferner Temperaturen über 50° (76° sofort) zerstören den Farbstoff; dagegen hält er, wie schon bemerkt, dem Tode und selbst der Fäulniss Stand, ebenso Oxydations- und Reductionsmitteln. Die Regeneration erfordert im Leben beim Frosch etwa 1—2 Stunden (Anfang schon nach 20 Minuten merklich), beim Kaninchen 35 Minuten (Anfang nach 7 Minuten); beim Menschen scheint sie besonders lebhaft zu sein, da exstirpirte Augen ohne vorherige Dunkelzeit Purpur zeigen. Sie erfolgt an der abgelösten Netzhaut weit unvollkommener als bei erhaltenem Chorioideapigment; ihr rudimentäres Auftreten auch im ersteren Fall beweist aber, dass auch die isolirte Netzhaut eine farblose Vorstufe des Farbstoffs vorräthig enthält, die aber vermuthlich von der Chorioidea geliefert ist. Auch eine Verwendung der Bleichungsproducte zur Regeneration ist nachgewiesen, aber keineswegs Bedingung der letzteren.

Beim Frosche beobachtet man auch Veränderungen des der Netzhaut anliegenden Pigmentepithels durch Licht, indem die pigmenthaltigen, zwischen die Stäbchenaussenglieder eindringenden Fortsätze im Lichte anschwellen und an Pigment reicher werden; ein Vorgang, der mit der regenerirenden Function der Zellen höchst wahrscheinlich in Zusammenhang steht (Kühne).

Der gelbe Farbstoff der Zapfen-Innenglieder, welcher die Macula lutea färbt, ist lichtbeständig, ebenso die Farbstoffe der verschiedenfarbigen Kugeln zwischen Aussen- und Innenglied der Stäbchen der Vogelretina (Hannover, s. unten p. 401).

b. Galvanische Vorgänge.

Am unversehrten Auge beobachtet man in der Ruhe und im Lichte Ströme, welche auf die Netzhaut bezogen werden (Holmgren). An

der isolirten Netzhaut findet sich Folgendes (Kühne & Steiner): Die Faserseite verhält sich in der Ruhe positiv gegen die Stäbchenseite (im Folgenden mag dieser Strom als einsteigend bezeichnet werden). Durch Licht tritt in der Froschnetzhaut, auch wenn der Ruhestrom fehlt, ein zuerst einsteigender und dann aussteigender Strom auf; beim Aufhören des Lichtes von Neuem ein einsteigender. Diese Ströme fehlen, wenn das Licht sehr allmählich einwirkt oder schwindet. An purpurlosen Netzhäuten tritt nur der aussteigende Strom auf, ebenso an der Kaninchennetzhaut (hier sehr vergänglich).

Der Ruhestrom der Netzhaut wurde, sogar ehe er mit Sicherheit constatirt war, als Beweis für Negativität natürlicher Nervenendigungen angesehen (vgl. p. 264), was bei dem complicirten Bau der Netzhaut durchaus unzulässig ist. Ueber die Bedeutung und speciellere Ursache dieser Ströme ist noch nichts Sicheres bekannt.

3. Die Lichtempfindungen.

Die durch Einwirkung von Licht auf die Stäbchen und Zapfen, oder durch Einwirkung allgemeiner Nervenreize auf den Sehnerven oder seine Ausbreitung in der Netzhaut, ausgelösten Lichtempfindungen werden nach Helligkeit und Farbe unterschieden; die Empfindung mangelnder Erregung wird als Schwarz bezeichnet.

a. Die Helligkeitsempfindung.

Die Helligkeit oder Intensität der Lichtempfindung hängt in erster Linie von der Intensität des einwirkenden Lichtes, d. h. von der lebendigen Kraft der Aetherschwingung oder vom Quadrate ihrer Geschwindigkeit beim Durchgang durch die Gleichgewichtslage ab; ausserdem aber von der Erregbarkeit der Netzhaut, welche schon während einer constanten Einwirkung rasch abnimmt, so dass ein helles Object bei beständiger Betrachtung immer dunkler erscheint.

Diese Ermüdung der Netzhaut zeigt sich am deutlichsten in der Erfahrung, dass nach längerem Aufenthalt im Hellen die Netzhaut in dunkleren Räumen fast unempfindlich ist, alsbald aber immer deutlicher die Gegenstände erkennt (Adaptation, Aubert), d. h. sich von ihrer Ermüdung erholt; die hohe, hierdurch erreichte Erregbarkeit zeigt sich darin, dass das helle Licht jetzt unangenehm, blendend wirkt. Eine zweite aus der Ermüdung erklärbare Erscheinung sind die negativen Nachbilder (s. unten).

Die Netzhauterregung hängt ferner von der Dauer des Lichteindrucks auch insofern ab, als sie nicht sofort in voller Stärke auftritt, sondern erst in einer gewissen, annähernd gradlinigen Curve ihr

Maximum erreicht (Curve des Anklingens, Fick, Exner), so dass sehr kurze Einwirkungen überhaupt die volle Erregung nicht zu Stande kommen lassen, und ein schwächeres Licht durch längere Einwirkung dieselbe scheinbare Helligkeit erlangen kann wie ein helleres bei kürzerer Dauer. Nach dem Maximum sinkt die Erregung, wie schon erwähnt, durch Ermüdung herab. Nach dem Aufhören des Lichtes hört ferner die Erregung nicht momentan auf, sondern klingt in einer gewissen Curve ab; hierin liegt die Ursache der positiven Nachbilder (s. unten).

Die absolute Helligkeit ist ohne Einfluss auf die relative Ermüdung, letztere wirkt nur so, als ob das objective Licht um einen Bruchtheil seiner Intensität vermindert würde (Helmholtz). Die Ermüdung während constanter Einwirkung verläuft anfangs steiler als weiterhin (Fick, Exner), und ähnlich verhält sich auch die Ermüdung im Laufe des Tages. Der ganze Tagesverlust beträgt nur etwa 51 pCt., weil das Auge fortwährend Gelegenheit zur Erholung hat; des Morgens ist der Einfluss der Ermüdung am stärksten (Fick & C. F. Müller). Im Centrum der Netzhaut tritt sie schneller ein als an der Peripherie (Aubert).

Bei rasch intermittirendem Lichte entsteht im Allgemeinen wegen der positiven Nachbilder eine gleichmässige Helligkeit, deren Betrag so gross ist, als ob die ganze Lichtwirkung gleichmässig auf die Zeit vertheilt wäre (Talbot). Indessen mischen sich die Wirkungen des An- und Abklingens und der Ermüdung complicirend ein. Eine der bemerkenswerthesten hieraus resultirenden Abweichungen vom Talbot'schen Satze ist die, dass eine aus schwarzen und weissen Sectoren bestehende rotirende Scheibe nicht bei allen Rotationsgeschwindigkeiten gleiche Helligkeiten zeigt, sondern am hellsten wirkt bei 17—18 Abwechselungen p. Secunde (Brücke); der Hauptgrund liegt darin, dass das Verhältniss zwischen Ermüdungsgrad und Erholungszeit bei diesem Zeitverhältniss am günstigsten ist.

Auch der Umfang der Netzhauterregung hat auf den Intensitätseffect Einfluss. Für kleine Einwirkungszeiten ist die Wahrnehmbarkeit eines Objectes von seiner Grösse abhängig, und zwar verhalten sich die Einwirkungen umgekehrt wie die Quadrate der Sehwinkel (Riccò). Je heller und grösser ferner die Netzhautbilder sind, um so weniger Zeit ist zu ihrer Wahrnehmung nöthig, jedoch nimmt die erforderliche Zeit nur in arithmetischer Progression ab, wenn Beleuchtungsintensität und Grösse des Netzhautbildes in geometrischer Progression zunehmen; der reizbarste Theil der Netzhaut liegt der Netzhautmitte ferner, als der am raschsten die Contouren der Gegenstände wahrnehmende Theil (Exner).

Für die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden ist die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes (p. 327) vielfach bestritten.

b. Die Farbenempfindung.

α. Begriff und Grenzen.

Unter Farbe versteht man die von der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes abhängige Qualitätsempfindung. Das Spectrum zeigt nebeneinander eine unendliche Zahl verschiedener Wellenlängen, zwi-

schen den Fraunhofer'schen Linien A ($\lambda = 7617 . 10^{-7}$ mm.) und H ($\lambda = 3929 . 10^{-7}$ mm.). Das ultrarothe Licht erregt die Netzhaut nicht, sondern kann nur durch seine erwärmenden Wirkungen auf die thermoelectrische Säule nachgewiesen werden; das ultraviolette Licht, von H bis R ($\lambda = 3108 . 10^{-7}$ mm.) und weiter, am besten durch seine photochemische Wirkung nachweisbar, ist bei Abblendung des übrigen Spectrums schwach sichtbar, und zwar mit lavendelgrauer Farbe (Helmholtz). Die ohne Weiteres sichtbaren Farben umfassen also nicht ganz eine Octave (es fehlt etwa eine halbe Tonstufe), und die überhaupt sichtbaren etwa eine Octave und eine kleine Sext; der Umfang ist demnach viel kleiner als beim Gehörorgan.

Die Unsichtbarkeit der ultrarothen Strahlen hat zur Untersuchung der Diathermansie der Augenmedien geführt, wobei sich ergeben hat, dass letztere über 90 pCt. der Wärmestrahlen absorbiren (Brücke, Jansen). In Bezug auf die einzelnen Spectraltheile verhält sich die Diathermansie der Augenmedien etwa wie die des Wassers (Franz); es wird sonach von den ultrarothen Strahlen noch so viel durchgelassen, dass man ihre Unsichtbarkeit nur durch ihre Unfähigkeit die Retina zu erregen, erklären kann. — Die geringe Wirkung der ultravioletten Strahlen (sie haben nur etwa $^1/_{1200}$ der Wirkung, welche der wahren Intensität entspräche; letztere kann man durch Photographie, oder besser durch Fluorescenz ermessen, indem man z. B. das ultraviolette Licht in Chininlösung eintreten lässt), rührt nicht etwa von besonderer Absorption dieser Strahlen durch die Augenmedien her, welche allerdings vorhanden (Brücke), aber viel zu gering ist (Donders), sondern beruht ebenfalls auf Unempfindlichkeit der Netzhaut selbst. Da die Netzhaut ein wenig fluorescirt (Setschenow u. A.), d. h. die Wellenlänge des eingeführten Lichtes vergrössert, so könnte die Wahrnehmung der ultravioletten Strahlen vielleicht nur eine solche des Fluorescenzlichtes sein (Helmholtz). Die Metallspectra haben ein noch längeres Ultraviolett als das Sonnenspectrum; das Ende dieser Spectra ist noch sichtbar, aber ohne Farbencharacter (Masoart).

Die Erkennung der Farbe erfordert eine stärkere Einwirkung als die des Lichtes überhaupt. Das farbige Object erscheint farblos bei zu schwacher Beleuchtung, bei zu kurzer Betrachtung oder bei zu kleinem Sehwinkel. Die einzelnen Farben zeigen in all diesen Hinsichten erhebliche Unterschiede; am schwersten wirkt in jeder genannten Beziehung Roth ein. Auch bei immer hellerer Beleuchtung wird der Farbeneindruck neutraler, weisslicher, und zuletzt farblos, weiss; am leichtesten geht Gelb in Weiss über. Ferner ist das Farbenerkennungs- und -Unterscheidungsvermögen in der Netzhautmitte am schärfsten und nimmt nach der Peripherie ab, und zwar nach der lateralen Seite der Netzhaut schneller als nach der medianen; auch in dieser Hinsicht

liegen die Grenzen für die verschiedenen Farben verschieden; die Peripherie kann Roth kaum erkennen (Purkinje, v. Wittich, Aubert u. A.). Als pathologische Erscheinung kommt häufig ein mangelhaftes Farbenunterscheidungsvermögen vor, welches in den meisten Fällen auf Rothblindheit (Daltonismus), d. h. gänzliche Unempfindlichkeit für rothes Licht und die rothe Componente gemischten Lichtes, zurückgeführt werden kann.

Roth ist nach dem Gesagten die am schwersten erregende Farbe; dies zeigt sich ausserdem auch darin, dass bei Sehnervenatrophie Rothblindheit vor völliger Blindheit eintritt (Benedict, Leber), dass im Roth das Intensitätsunterscheidungsvermögen am geringsten ist (Lamansky), dass sehr rasch intermittirendes weisses Licht grünlich erscheint, weil seine rothe Componente nicht zur Geltung kommt (Brücke), u. s. w. Die am stärksten erregende Farbe ist nach der nöthigen Beleuchtungsdauer und der scheinbaren Helligkeit das Gelb, demnächst Blau (Vierordt; Burckhardt & Faber); dagegen erkennt die äusserste Netzhautzone nur Blau.

Für die zeitlichen Verhältnisse der Empfindung gelten bei den Farben ähnliche Gesetze wie beim Sehen überhaupt (p. 394); die Curve des An- und Abklingens hat ähnliche Form wie dort, ist aber für die einzelnen Farben verschieden (Kunkel; vgl. auch unten sub γ, beim Abklingen weissen Lichtes).

β. Die Farbenmischung.

Farbige Componenten können Weiss oder Grau (d. h. ein weniger intensives oder mit Schwarz gemischtes Weiss) geben, nicht bloss durch objective Mischung, sondern auch durch Vermischung ihrer Eindrücke auf das Auge, und das Resultat der physiologischen Mischung zweier oder mehrerer Farben ist überhaupt immer gleich dem Eindruck der objectiven Mischung. Es ist z. B. gleichgültig, ob zwei Spectralfarben objectiv durch Deckung zweier Spectra oder ihrer Netzhautbilder, oder physiologisch durch rasch abwechselnde Einwirkung auf die gleiche Netzhautstelle (durch den Farbenkreisel) zur Mischung gebracht werden. Weiss entsteht nicht allein durch Mischung sämmtlicher Spectralfarben in dem Intensitätsverhältniss, wie sie im Spectrum enthalten sind, sondern kann auch durch Mischung von je zwei Spectralfarben in bestimmtem Intensitätsverhältniss erhalten werden, welche man dann Complementärfarben nennt. Nicht complementäre Spectralfarben geben immer als Mischfarbe eine zwischen ihnen liegende Spectralfarbe, jedoch mit weisslicher Beimischung, die um so stärker ist, je näher die beiden Farben dem complementären Verhältniss stehen. Die Mischung der äussersten Spectralfarben, Roth und Violet, giebt jedoch im Spectrum nicht vorkommende Farben,

welche man als Purpur bezeichnet. Die Purpurtöne sind zugleich die Complementärfarben für die gelbgrünen Spectraltöne, während alle übrigen Spectralfarben ihre Complementärfarben im Spectrum selbst haben. Die Purpurfarben, zwischen ihre Componenten Roth und Violet eingeschaltet, bilden also gleichsam eine Ergänzung des Spectrums zu einem Ringe, in welchem die Complementärfarben einander gegenüber liegen. (Newton, Grassmann, Helmholtz, Maxwell.)

Um dieselbe Netzhautstelle gleichzeitig mit zwei Farben, z. B. des Spectrums zu beleuchten, sieht man durch eine zum Spectrum vertical gestellte Glasplatte auf die eine Farbe, während man zugleich durch dieselbe Platte das Spiegelbild einer andern Spectralfarbe empfängt (Helmholtz); oder man stellt den Scheiner'schen Versuch so an, dass man in die beiden kleinen Oeffnungen zwei verschieden gefärbte Gläser bringt; accommodirt man nun so, dass die beiden verschieden gefärbten Zerstreuungskreise sich theilweise decken, so wird die gemeinschaftliche Stelle der Retina von gemischtem Licht beschienen (Czermak). Ueber das Princip des Farbenkreisels s. unten (Nachbilder). Dagegen ist die Farbenmischung durch Mischung von Pigmenten, wie auf der Palette des Malers, physiologisch nicht zulässig; sie giebt ganz andere, vor Allem viel dunklere Mischfarben als die optische Mischung der gleichen Farben mittels der angegebenen Methoden; wäre nämlich jedes Pigment ganz rein, d. h. liesse es nur eine einzige Farbe hindurch, so würde die Mischung ganz schwarz sein, weil das durch die Theilchen des einen Pigments durchgegangene Licht durch die des anderen nicht hindurchgelassen werden würde.

Die Resultate der Farbenmischung werden durch Farbengleichungen ausgedrückt. Nach dem Talbot'schen Satze (p. 394) ist beim Farbenkreisel das Verhältniss der Sectorenbreiten (in Winkelgraden ausgedrückt) zugleich das Intensitätsverhältniss der Componenten, so dass z. B. die Gleichungen

141° Grün + 219° Roth = 73° Gelb + 52° Weiss + 235° Schwarz

212° Blau + 148° Orange = 248° Fuchsin + 18° Weiss + 94° Schwarz

165° Roth + 73° Blau + 122° Grün = 100° Weiss + 260° Schwarz

welche auf der Gleichheit der Eindrücke zweier Farbenkreisel beruhen, leicht verständlich sind.

Allgemeiner lassen sich die Resultate der Farbenmischung constructiv darstellen, indem man das Spectrum in schon erwähnter Weise durch die Purpurtöne zu einem geschlossenen Ringe ergänzt. Verlegt man nun in die Mitte dieses geschlossenen Feldes (Figur 65) das Weiss, und füllt man das Feld in der Weise farbig aus, dass jeder Vector von einer Spectralfarbe zum Weiss die Mischungen derselben mit Weiss in allen Verhältnissen ent-

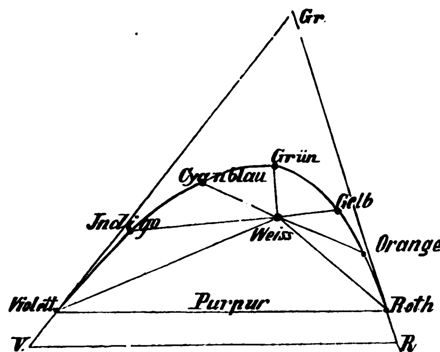


Fig. 65.

hält (so dass die Farbe nach dem Weiss zu immer weisslicher wird), so kann das Schema zur unmittelbaren Auffindung des Mischeindrucks bei gegebenen Componenten dienen. Denkt man sich nämlich in die den farbigen Componenten entsprechenden Puncte Massen gelegt, deren Grössen den Intensitäten derselben entsprechen, und sucht man den gemeinsamen Schwerpunct derselben auf, der natürlich innerhalb des ebenen Feldes liegen muss, so bezeichnet der Ort desselben den gesuchten Mischeindruck. Man sieht sofort, dass der Mischeindruck zweier Spectralfarben in der sie verbindenden Graden liegen muss, und dass er (vgl. oben) einer zwischenliegenden Spectralfarbe, mit Weiss gemischt, entspricht; dass ferner die Beimischung von Weiss um so stärker wird, je mehr die beiden Ingredientien einander diametral gegenüber liegen; dass endlich jede durch das Weiss selbst gelegte Grade zwei Complementärfarben verbindet. Die Gestalt der umgebenden Curve und die Lage des Weiss muss deshalb so gewählt werden, dass letzteres immer in der Verbindungslinie zweier Complementärfarben und zwar immer derjenigen Farbe näher liegt, welche relativ stark vertreten sein muss, um mit ihrer Complementärfarbe Weiss zu geben.

γ. Theorie der Farbenempfindung.

Die vorstehenden Thatsachen zeigen, dass jede Farbenempfindung sich durch Mischung einer Anzahl von Grundempfindungen, und zwar mindestens drei solchen, reproduciren lässt, und es ist nun nur ein kleiner Schritt weiter, überhaupt alle Farbenempfindungen als aus drei Grundempfindungen zusammengesetzt zu betrachten, deren Qualität gegeben und constant ist, deren Intensitätsverhältniss aber variirt. Es ist dann leicht, auch dem Princip der specifischen Energie (p. 252) Genüge zu leisten, indem man für jede der drei Grundempfindungen ein besonderes percipirendes Element annimmt, welches ausschliesslich oder hauptsächlich durch Eine Grundfarbe erregt wird und durch seine Nervenfaser den Eindruck dieser Farbe hervorbringt; Weiss entsteht durch gleichzeitige und gleich starke Erregung aller drei Elemente (Th. Young, Helmholtz). Diese Theorie hat, gegenüber der analogen für das Ohr, nur die Schwierigkeit, dass dies Multiplum von Nervenendigungen sich an jeder farbenpercipirenden Netzhautstelle wiederholen muss. Welche drei Grundfarben man annehmen will, ist von geringerer Bedeutung; offenbar ist es am natürlichsten, sie möglichst distant zu wählen, am besten die beiden Endfarben und die mittlere Farbe des Spectrums, also Roth, Grün und Violet.

Die Young'sche Theorie erklärt, abgesehen davon, dass sie die einzige ist, welche dem Princip der specifischen Energie genügt, alle bekannten Erscheinungen; vor Allem die Identität der objectiven und subjectiven Farbenmischungen, da es gleich sein muss, ob ein gewisses Intensitätsverhältniss der drei Erregungen durch gleichzeitige oder durch alternirende Erregung der drei Fasergattungen hervorgebracht wird;

ferner das Weisslichwerden der Mischung distanter Farben, da die gleichzeitige, wenn auch ungleich starke Erregung aller drei Fasergattungen immer ein gewisses Quantum Weiss einführen muss; ferner den Uebergang der Farben in Weiss bei zunehmender Lichtintensität: wird nämlich angenommen, was auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, dass jede Young'sche Faser durch eine Grundfarbe nicht ausschliesslich, soudern nur hauptsächlich erregt wird, etwa wie es die 3 Curven der Fig. 66 angeben (deren Abscissenaxe das Spectrum, deren Ordinaten die Erregungsintensitäten darstellen), so erregt jede Farbe alle drei Fasern, nur in ungleichem Grade, und erscheint daher schon an sich etwas weisslich; bei zunehmender Intensität aber erreichen alle Erregungen schliesslich ihr Maximum und werden daher gleich gross, so dass Weiss entsteht. Die Farbenblindheit endlich erklärt sich durch relative oder absolute Erregbarkeit einer Fasergattung, besonders der rothempfindenden, welche ja schon normal am schwersten erregbar erscheint (s. oben).

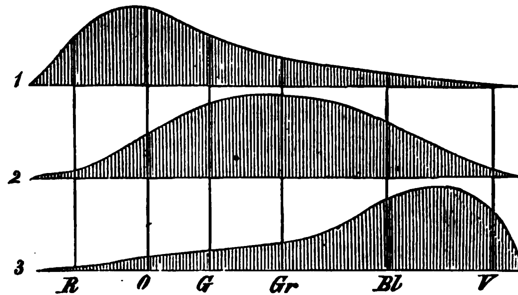


Fig. 66.

Die oben angeführten Unterschiede in der Intensität der Farbeneindrücke und im An- und Abklingen erscheinen nunmehr als Verschiedenheiten der drei Fasergattungen. Sehr gut erklären sich auf diese Weise die wechselnden Farben beim Abklingen des Nachbildes sehr heller weisser Objecte, z. B. der Sonne; denn die ursprünglich gleiche Erregung der drei Elemente muss durch die Verschiedenheit der Curven ihres Abklingens ungleich, also farbig werden, und aus dem zeitlichen Wechsel der dominirenden Farbe kann man auf den Verlauf der Abklingcurven Schlüsse ziehen; Roth z. B. klingt anfangs am steilsten ab, persistirt aber länger als die übrigen Componenten. Ueber andere Bewährungen der Young'schen Theorie s. bei den farbigen Nachbildern.

Auf Grund der Young'schen Theorie lässt sich die constructive Uebersicht der Fig. 65 noch vervollständigen; jeder Farbeneindruck des dargestellten Feldes liegt nicht allein im Schwerpunct seiner reellen Componenten, sondern muss auch als Schwerpunct dreier Erregungen der Young'schen Fasern dargestellt werden können. Zu diesem Zwecke müssen diesen Erregungen Orte in der Ebene der

Zeichnung, und zwar ausserhalb des Farbenfeldes, ertheilt werden, z. B. in *R*, *Gr*, *V*. Weiss muss im geometrischen Schwerpunct des Dreiecks *RGrV* liegen (die Figur ist hierin uugenau). Der ausserhalb des reellen Farbenfeldes liegende Theil des Dreiecks umfasst solche Farbenempfindungen, welche nur subjectiv, z. B. beim Abklingen weissen Lichtes, zu Stande kommen, weil durch reelle Farben so grosse Ungleichheit der drei Erregungen nicht vorkommt. Bei absolut Rothblinden würden alle Farbenempfindungen in die Linie *GrV* fallen; doch ist das Vorkommen absoluter Rothblindheit unwahrscheinlich, es scheint sich nur um graduelle Verstärkung eines schon vormal vorhandenen Verhaltens zu handeln.

Eine neuere Theorie des Farbensehens (Hering) nimmt eine schwarzweissempfindende, eine rothgrünempfindende und eine blaugelbempfindende Fasergattung an, und für jede zwei Veränderungen, eine der Dissimilation, d. h. des Consums erregbarer Substanz und eine der Assimilation oder Restitution; bei der ersten Fasergattung soll die Empfindung von Weiss der einen, die von Schwarz der anderen Veränderung entsprechen, bei den übrigen ist es zunächst willkürlich, welche der beiden antagonistischen Empfindungen der einen und welche der andern Veränderung angehört. Halten sich beide Veränderungen das Gleichgewicht, so entsteht keine Empfindung, bei der ersten Fasergattung, welche übrigens jedesmal mit erregt wird, die Empfindung Grau. Diese Theorie ist allerdings mit den Thatsachen in Uebereinstimmung, erscheint aber weniger natürlich als die Young'sche, und nöthigt zu der bisher gänzlich unvermittelt dastehenden Annahme, dass eine sensible Faser zweier antagonistischer Erregungszustände fähig sei. Auch die Wärme- und Kälteempfindung wird nach demselben Princip auf antagonistische Zustände des gleichen Elementes zurückgeführt (vgl. p. 332).

Aus dem Fehlen der Zapfen bei den Nachtthieren (Eule, Fledermaus), für welche das Farbensehen unnütz wäre, ferner aus der Abnahme des Farbensinns auf der Netzhaut parallel mit der Anzahl der Zapfen, schliesst man, dass die Zapfen die farbenpercipirenden Netzhautelemente sind, während die Stäbchen nur Intensitäten zu unterscheiden vermögen (M. Schultze). Da die Zapfen an ihren Innengliedern eine feine fibrilläre Strichelung zeigen, und auch die von ihnen ausgehenden Radialfasern viel dicker als die der Stäbchen und von fibrillärem Bau sind, auch sich in der Zwischenkörnerschicht in ein Multiplum von Fibrillen auflösen, so wäre es möglich, dass jeder Zapfen ein solches Multiplum von Nervenendigungen darstellt, wie es die Young'sche Theorie verlangt. Ueber die Ursache aber, weshalb bestimmte Farben vorzugsweise bestimmte Elemente erregen, und über die Art der Zerlegung des gemischten Lichtes in den Zapfen (welche übrigens schon durch die elective Erregbarkeit der Elemente gegeben sein würde) ist nicht das Mindeste bekannt.

Bei den Vögeln kommt eine Einrichtung vor, welche Aufschluss über deren Farbenperception giebt. Die Zapfen der Vogelretina sind nämlich einfache Elemente, indem sie nur mit einem einfachen Axencylinder verbunden sind, sie sind

also im Sinne der Schultze'schen Theorie Stäbchen; dieselben enthalten aber an der Grenze zwischen Innen- und Aussenglied eine fettartige Kugel, welche bei den einen roth, bei den andern gelb, bei noch andern farblos ist (Hannover). Sind nun die Aussenglieder die eigentlichen percipirenden Elemente, wofür ihre besonderen chemischen Reactionen, welche von den einfach nervösen der Innenglieder abweichen, ferner ihre Plättchenstructur und ihr Sehpurpurgehalt spricht, so würde bei den Vögeln jedes Stäbchen vorzugsweise durch eine bestimmte Farbe erreicht und erregt, so dass eine Gruppe von Stäbchen mit verschiedenen Pigmentkugeln den Anforderungen eines Farbenperceptionsorgans genügen würde, zumal der Eule die farbigen Stäbchen fehlen (M. Schultze). Neuere Messungen (Brücke) deuten übrigens darauf, dass auch beim Menschen die Farben nicht im Bereiche eines einzigen Zapfens, sondern erst im Bereiche eines Zapfencomplexes unterschieden werden, so dass also vielleicht jeder Zapfen nur Eine Grundfarbe percipirt.

Der gelbe Farbstoff der Macula lutea macht namentlich bei starker Entwicklung die Netzhautmitte empfindlicher für Gelb und weniger empfindlich für Violet, wie manche Erfahrungen lehren (Maxwell u. A.). Das bei Santoninvergiftung eintretende Gelbsehen wird von Einigen (M. Schultze) auf Vermehrung des gelben Pigments zurückgeführt, während Andere (Hüfner) eine Lähmung der violetempfindenden Fasern annehmen, besonders weil Anfangs Violetsehen eintritt, was durch anfängliche Reizung dieser Fasern zu erklären wäre.

III. Die Wahrnehmung der Gegenstände.

1. Das unioculare Gesichtsfeld.

Die Erkennung von Gegenständen beruht darauf, dass mit jeder Erregung eines Netzhautelementes nicht allein eine Helligkeits- und Farbenempfindung, sondern auch eine Ortsvorstellung verbunden ist. Schon oben (p. 375) ist gesagt, dass man von jedem auf der Retina befindlichen Bildpunct zum Objectpunct gelangt, wenn man den zugehörigen Sehstrahl zieht. In dieser Richtung verlegt nun auch das Bewusstsein die Ursache jedes Lichteindrucks, welcher durch Erregung eines Retinaelements entstanden ist, nach Aussen. In welche Entfernung auf dieser Linie der Objectpunct verlegt wird, soll später erörtert werden; vorläufig nehmen wir an, die Verlegung geschehe so, dass sämmtliche Objectpuncte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen. Diese Fläche heisst das Gesichtsfeld. Das Bewusstsein hat nun fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Netzhautelemente in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es wird also fortwährend ein Gesichtsfeld gesehen; dieses erscheint schwarz, wenn jede Erregung fehlt; jedem erregten Retinaelement entspricht ein leuchtender, jedem unerregten ein schwarzer Punct an den diametral gegenüberliegenden Stellen des Gesichtsfeldes. Letzteres ist also mit genau denselben, nur umgekehrten, Bildern

erfüllt, welche objectiv auf der Retina vorhanden sind. Da nun diese im Verhältniss zu den gesehenen Gegenständen verkehrt sind, so erscheinen letztere im Gesichtsfelde aufrecht.

Der blinde Fleck verursacht keine bemerkbare Lücke im Gesichtsfelde. Der Mangel der optischen Erregung kann nämlich nur empfunden werden, wo lichtempfindliche Nervenendorgane vorhanden sind. Diese fehlen aber im blinden Fleck. Letzterer verhält sich also zum Licht wie irgend eine Hautstelle: wir empfinden mit der Hand nicht Schwarz, obgleich wir keinen Lichteindruck von ihr erhalten. Da nun aber die Gesichtseindrücke der Umgebung des blinden Flecks mittels der Sehstrahlen im Gesichtsfelde localisirt werden, so muss das Bewusstsein das Bedürfniss zwischenliegender leuchtender Puncte logisch wahrnehmen und scheint diese nach Anleitung der Wahrscheinlichkeit sich vorzustellen (E. H. Weber). Daher erscheint bei dem p. 390 angeführten Versuch an Stelle des verschwindenden Objects nicht ein schwarzer Fleck, sondern die Farbe des Grundes (das Weiss des Papiers) setzt sich als wahrscheinlichste Ergänzung über die Lücke fort.

2. Die Sehschärfe.

Bei vollständiger Accommodation werden Gegenstände, resp. die Details von Gegenständen, um so leichter erkannt, je grösser ihr Netzhautbild ist, oder, was dasselbe ist, je grösser ihr Sehwinkel. Der Grund liegt offenbar darin, dass ein grösseres Netzhautbild mehr percipirende Elemente bedeckt. Für zwei nahe aneinander befindliche Linien oder Puncte giebt es eine Grenze des Abstandes ihrer Netzhautbilder, unterhalb welcher sie nicht mehr getrennt erscheinen; diesen Abstand kann man (p. 329) als Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut bezeichnen und als Maass der Sehschärfe benutzen.

Die Sehschärfe zeigt sich auf der Netzhaut nicht überall gleich gross, sondern in deren Mitte, in der Fovea centralis, am grössten. Diese Stelle wird in der That zum schärfsten Sehen benutzt, d. h. der Sehstrahl der Netzhautmitte, die sog. Sehaxe oder Gesichtslinie, wird auf den scharf betrachteten Punct eingestellt, was man als Fixation dieses Punctes bezeichnet. Das Sehen mit der Netzhautmitte nennt man directes Sehen, der Rest des Gesichtsfeldes wird indirect gesehen. Um die Netzhautmitte nimmt die Sehschärfe in concentrischen Curven nach der Peripherie ab, nach aussen rascher als nach innen, so dass die Brauchbarkeit des Gesichtsfeldes sich umgekehrt nach aussen weiter

erstreckt als nach innen. Das ganze Gesichtsfeld zeigt ähnliche Begrenzungsverhältnisse und erstreckt sich ausserdem nicht so weit, als der Begrenzung der Netzhaut entspricht, so dass deren Rand nahe der Ora serrata kein Localisationsvermögen zu haben scheint, wohl aber noch Lichtempfindung (Schweigger). Im directen Sehen wird die Grenze des Sehwinkels zu 50 Secunden, d. h. der Durchmesser des Empfindungskreises zu 0,0035 mm. angegeben, nach Andern aber bis zu 0,002 mm. herab, was mit dem Durchmesser eines Zapfens der Fovea stimmen würde.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird mit sogenannten Perimetern bestimmt, d. h. mit Apparaten, welche Objecte in jeden beliebigen Winkelabstand von der Sehaxe zu bringen gestatten. Der ganze Bereich beträgt vertical etwa 100—120, horizontal etwa 135—145 Winkelgrade bei gradeaus gerichtetem Blick, etwas mehr wenn der Blick etwas nach aussen gerichtet ist, so dass die Nase nicht beschränkend wirkt. Der Einfluss der Nase, welche den temporalen Bezirken der Netzhaut weniger Gelegenheit zur Uebung giebt, scheint auch die Ursache der Asymmetrie der Gesichtsfeldgrenzen zu sein (Donders). Das Blickfeld, d. h. der Bereich des Sehens mit Zuhülfenahme der Augenbewegungen (Helmholtz), umfasst vertical etwa 200, horizontal etwa 260 Grade.

Die Lage der Sehaxe ist nicht identisch mit der der optischen Axe; mit der Hornhautaxe bildet die Sehaxe einen Winkel $\alpha = 3{,}5$ bis 7°, und zwar so, dass die Fovea etwas aussen und ein wenig nach unten von der Hornhautaxe fällt (Helmholtz). Lässt man nämlich die Mitte eines vor dem Auge aufgestellten horizontalen Maassstabs fixiren, an dessen einem Ende ein Licht, an dessen anderem das beobachtende Auge sich befindet, so erscheinen die drei Lichtreflexe (p. 364, 379) nicht in symmetrisch gleicher Anordnung, wenn Licht und Beobachter ihre Stelle vertauschen; sondern dies tritt erst dann ein, wenn der Beobachtete nicht die Mitte, sondern einen etwas nach innen von derselben gelegenen Punct des Maassstabs fixirt. Die Symmetrie wird aber auch dann nie absolut vollkommen, weil die Centrirung der drei Flächen des Auges nicht ganz genau ist; aus den Abweichungen lässt sich der Centrirungsgrad ermitteln (p. 390). Auch durch directere Methoden lässt sich der Winkel α bestimmen.

Der kleinste Abstand, in welchem zwei Netzhautbildpuncte noch getrennt wahrgenommen werden können, kann am besten auf folgende Art gefunden werden (Volkmann): Zwei feine Drähte oder Linien werden, in gleichbleibender Entfernung vom Auge, einander so lange genähert, bis sie nicht mehr unterschieden werden können, und dann der Zwischenraum ihrer Netzhautbilder berechnet. Statt die Objecte einander zu nähern, kann man sie auch durch einen verschiebbaren Verkleinerungsapparat (Macroscop) betrachten. Dabei muss aber stets die Irradiation (s. unten) berücksichtigt werden. In den älteren Messungen stimmte die kleinste wahrnehmbare Netzhautdistanz mit der damals angegebenen Grösse der Zapfendurchmesser (0,004 mm.) überein. Beide Grössen haben sich in neueren Messungen kleiner erwiesen, als sie früher angenommen wurden, und noch jetzt kann man eine Uebereinstimmung beider behaupten. Die Zapfen der Fovea centralis haben etwa 0,002 mm. im Durchmesser; es scheint aber nur die Grenzfläche zwischen

Aussen- und Innenglied in Betracht zu kommen, welche etwa 0,001 mm. im Durchmesser hat (M. Schultze). Da diese Flächen natürlich etwas von einander abstehen, so muss es vorkommen können, dass beim centralen Sehen kleine Puncte, Sterne dadurch verschwinden, dass ihr Bild in den Zwischenraum fällt. Dies ist in der That der Fall (Hensen).

Für die Erkennbarkeit kleiner Netzhautbilder ist es nicht gleichgültig, welche Anordnung die Mosaik der Netzhautelemente hat; dieselbe ist für den gelben Fleck regelmässig so, dass in den rhombischen Durchschnitten sich schneidender Kreise die Zapfen liegen (M. Schultze).

Die Sehschärfe verschiedener Augen vergleicht man in der Praxis nicht durch Bestimmung der Empfindungskreise, sondern dadurch, dass man die Entfernung d aufsucht, in welcher eine Schriftprobe, welche normal in der Entfernung D erkannt wird, gelesen werden kann (Emmetropie, oder Correction im Falle von Ametropie vorausgesetzt); die Grösse $\frac{d}{D} = S$ ist dann ein Maass der Sehschärfe (Donders). Bei normaler Sehschärfe werden lateinische Buchstaben, deren Linien durchweg gleich dick sind, und welche 5 mal so hoch und so breit sind als die Dicke ihrer Linien (Snellen'sche Schriftproben) unter einem Sehwinkel von etwa 5 Minuten, d. h. in der 688 fachen Entfernung ihrer Grösse, noch erkannt. Im Alter nimmt die Sehschärfe ab, vermuthlich wegen optischer Mängel des Refractionsapparates.

3. Die optischen Instrumente.

Sehr kleine oder sehr weit entfernte Gegenstände erscheinen unter zu kleinem Sehwinkel, um erkannt zu werden. Zur Vergrösserung des Sehwinkels dienen die optischen Instrumente, nämlich für kleine Objecte Loupe und Microscop, für entfernte die Fernrohre.

Die Loupe ist eine Convexlinse; innerhalb ihrer Brennweite befindet sich das Object, welches also ein virtuelles, aufrechtes, vergrössertes Bild liefert (p. 372). — Beim Sonnenmicroscop liegt das Object ausserhalb der Brennweite, nahe dem Brennpunct, liefert also ein reelles, vergrössertes, verkehrtes Bild, das auf einem Schirm aufgefangen wird. — Beim zusammengesetzten Microscop wird das ebenso beschaffene reelle Bild nicht aufgefangen, sondern ehe es zu Stande kommt durch eine eingeschaltete Convexlinse (Collectivlinse) etwas genähert und verkleinert (p. 373) und dann durch eine Loupe (Ocularlinse) betrachtet; es bleibt also verkehrt. — Bei allen Fernröhren wird zunächst durch die convexe Objectivlinse oder einen Concavspiegel ein reelles verkehrtes Bild des entfernten Gegenstandes entworfen. Beim astronomischen Fernrohr wird dies Bild durch eine convexe Ocularlinse (Loupe) betrachtet, bleibt also verkehrt und wird virtuell; beim terrestrischen Fernrohr wird das reelle verkehrte Bild durch ein zusammengesetztes Microscop, welches das Ocularsystem bildet, betrachtet, also noch einmal umgekehrt, so dass es aufrecht wird; beim holländischen Fernrohr (Opernglas) kommt das vom Objectiv entworfene reelle Bild nicht zu Stande, sondern wird durch eine eingeschaltete Concavlinse (Ocular) virtuell und umgekehrt (vgl. p. 373), so dass die Gegenstände aufrecht erscheinen.

Die Vergrösserung eines optischen Instrumentes ist gleich dem Verhältniss zwischen Sehwinkel des Bildes und Sehwinkel des Objectes. Bei Loupen und

Microscopen denkt man sich Object und Bild in Sehweite, so dass das Verhältniss der Sehwinkel einfach gleich dem Verhältniss zwischen Object- und Bildgrösse ist, auf welches selbst jedoch bei virtuellen Bildern die Sehweite Einfluss hat. Beim Sonnenmicroscop ist die Vergrösserung

$$V = \frac{l_2}{l_1} = \frac{a_2}{a_1} = \frac{f}{a_1 - f},$$

worin die Bezeichnungen dieselben sind wie p. 372. — Bei der Loupe muss das virtuelle Bild in der Sehweite S liegen, also $-a_2 = S$ sein, wodurch a_1 bestimmt ist, nämlich (nach Gleichung 31, p. 372)

$$\frac{1}{a_1} = \frac{1}{f} + \frac{1}{S},$$

folglich $$V = \frac{a_2}{a_1} = \frac{S}{a_1} = \frac{S+f}{f}.$$

Die Vergrösserung einer Loupe ist also für Kurzsichtige geringer. — Beim zusammengesetzten Microscop giebt das Objectiv für sich, wenn f_1 seine Brennweite ist, wie oben beim Sonnenmicroscop, die Vergrösserung $V_1 = \frac{f_1}{a_1 - f_1}$; vom Collectiv wird hier abgesehen; die Ocularloupe, deren Brennweite f_2 sei, giebt für sich wie eben entwickelt die Vergrösserung $V_2 = \frac{S + f_2}{f_2}$. Die Gesammtvergrösserung ist also

$$V = V_1 V_2 = \frac{f_1 (S + f_2)}{f_2 (a_1 - f_1)}.$$

Der Abstand zwischen Objectiv und Ocular, die Länge des Microscops, muss dann sein gleich der Summe der Bildweite des Objectivs, und der Objectweite der Loupe die nöthig ist damit $-a_2 = S$ werde; beide Summanden erhält man aus Gleichung 31, wonach

$$L = \frac{a_1 f_1}{a_1 - f_1} + \frac{S f_2}{S + f_2}.$$

Meist ist nun bei den Microscopen L unveränderlich gegeben, so dass also a_1, der Abstand des Objects vom Objectiv, für jede Sehweite S geändert werden muss; die Vergrösserung erhält man, wenn man aus den beiden letzten Gleichungen a_1 eliminirt. Auch der Einfluss der Collectivlinse ist leicht zu berechnen, was aber hier zu weit führen würde. Um die Vergrösserung eines Microscopes angeben zu können, nehmen die Optiker die Sehweite S meist zu 250 mm. an.

Für das astronomische Fernrohr findet man die Vergrösserung, wenn man den für das Microscop gefundenen Werth noch mit der Grösse $\frac{a_1}{S}$ multiplicirt, da der Sehwinkel des Objects seiner Entfernung a_1 umgekehrt proportional ist, der des Bildes aber der Entfernung S; es wird also

$$V = \frac{f_1 (S + f_2) a_1}{f_2 (a_1 - f_1) S};$$

für die Länge des Rohrs ergiebt sich dieselbe Gleichung wie beim Microscop; da hier a_1 durch die Natur gegeben ist, so muss L veränderlich sein; aus der Gleichung folgt, dass das Fernrohr um so mehr ausgezogen werden muss, je kleiner a_1 und je grösser S. Wenn man f_1 gegen a_1 und f_2 gegen S vernachlässigt, so erhält man $V = \frac{f_1}{f_2}$ und $L = f_1 + f_2$; die Länge ist also etwa die Summe der Brenn-

weiten von Objectiv und Ocular. Beim Opernglase ist sie, wie man leicht findet, etwa gleich der Differenz der Brennweiten.

4. Die subjectiven Gesichtserscheinungen.

a. Die Nachbilder und der successive Contrast.

Ein Gegenstand bleibt häufig noch eine Zeit lang sichtbar, nachdem sein Bild von der Netzhaut verschwunden ist; es entsteht ein Nachbild, welches an der erregten Netzhautstelle haftet, und daher beim Bewegen des Auges demselben stets folgt, indem es immer nach dem Projectionsgesetz im Raume erscheint. Die Nachbilder sind besonders stark und anhaltend im Dunkeln (bei geschlossenen Augen) und nach intensiven und lange anhaltenden Eindrücken, z. B. nach dem Betrachten hell beleuchteter Fensterscheiben. Auf der Erscheinung des Nachbildes beruht der feurige Kreis beim Herumschwingen einer glühenden Kohle; das Nachbild beharrt an jedem Puncte längere Zeit, so dass der Weg der Kohle in längerer Strecke sichtbar bleibt, und wenn bei der Rotation das Nachbild während der Zeit einer ganzen Umdrehung persistirt, so erscheint der ganze Kreis beständig leuchtend. Auf dem letzteren Princip beruht auch der Farbenkreisel. Ist die Rotation schnell genug, so vertheilt sich Helligkeit und Farbe jedes Sectors gleichmässig auf die ganze Fläche (p. 394), und es erscheint eine gleichmässige Mischung des Inhalts aller Sectoren. Das Thaumatrop (Lebensrad) ist eine vor dem Auge rotirende Scheibe (oder Cylinder), auf deren Umfang ein sich continuirlich bewegender Körper in verschiedenen auf einander folgenden Phasen seiner Bewegung abgebildet ist, so dass jedes Bild einen Moment sichtbar ist; jeder Eindruck bleibt bei mässiger Rotationsgeschwindigkeit so lange bestehen, bis das folgende Bild heranrückt, und so entsteht der Anschein, als ob die Bewegung continuirlich geschähe.

Die Ursache der Nachbilder liegt in der schon erwähnten Eigenschaft der Netzhaut (p. 394), oder möglicherweise ihrer Centralorgane, dass die Erregung die Reizung überdauert und in einer bestimmten Curve abklingt.

Nach starken Eindrücken ist das Nachbild häufig negativ, d. h. es ist in ihm Hell und Dunkel vertauscht, so dass nach Betrachtung eines Fensters im Nachbilde die Scheiben dunkel, die Stäbe hell erscheinen. Die Ursache hiervon kann nur in der Ermüdung der erregten Netzhautstellen liegen, vermöge welcher das schwache, bei geschlossenen Augen oder im Dunkeln einwirkende Licht dieselben schwä-

cher erregt als die weniger ermüdeten, den dunklen Stellen des Vorbildes entsprechenden. Zuweilen wird das Nachbild abwechselnd positiv und negativ, je nachdem die Ermüdung oder die Nachwirkung der Erregung den Sieg davon trägt; letzteres wird namentlich zur Zeit der Erholung der Fall sein können.

Farbige Objecte erscheinen im Nachbilde zuweilen positiv, d. h. gleichfarbig, häufig aber negativ, d. h. in der Contrastfarbe: grünlichblau nach Roth, violet nach Gelb, orange nach Blau, und umgekehrt. Die Contrastfarbe ist immer diejenige, welche die primäre zu dem gewöhnlichen Tageslicht (das nicht rein weiss, sondern ein wenig röthlich ist) ergänzt, also sehr nahe die Complementärfarbe der primären (Brücke). Auch weisses Licht ercheint nach einem farbigen Eindrucke in der Contrastfarbe; legt man z. B. auf eine weisse Fläche ein gefärbtes Papierstück, starrt dies eine Zeit lang an und blickt dann auf die weisse Fläche, so erscheint hier ein Nachbild von der Gestalt des gefärbten Stücks, in der Contrastfarbe. Man kann die Contrasterscheinungen durch Ermüdung der der primären Farbe entsprechenden Young'schen Netzhautelemente erklären; das Weiss, resp. das schwache Grau bei geschlossenem Auge, wird dann die nicht ermüdeten Elemente stärker erregen, oder (allgemeiner) so erscheinen, als ob die der primären Farbe entsprechenden Erregungsantheile nicht vorhanden wären. An der Peripherie der Netzhaut sind die Contrasterscheinungen wegen der modificirten Farbenperception derselben (p. 396) modificirt, ebenso wie bei Rothblinden (Adamük & Woinow).

Die nach sehr hellen weissen Eindrücken, z. B. nach einem Blick in die Sonne auftretenden wechselnden Nachbildfarben sind schon p. 399 erklärt.

b. Der simultane Contrast.

Weisse Objecte auf dunklem Grunde erscheinen von einem sehr schwarzen Hofe umgeben; ebenso schwarze Objecte auf hellerem Grunde von einem sehr hellen Hofe. Ein weisses Gitter mit schwarzen Feldern zeigt auf den Kreuzungspuncten im indirecten Sehen dunklere Flecken, weil hier die schwarze Nachbarschaft für jeden weissen Streifen unterbrochen ist. Erzeugt man mittels des Farbenkreisels concentrische graue, stufenweise dunkler werdende Ringe, so erscheint jeder gegen den dunkleren Nachbarring heller, gegen den helleren dunkler abschattirt.

Nicht nur Helligkeiten, sondern auch Farben erscheinen durch den Einfluss des angrenzenden Feldes modificirt. Sind z. B. die Ringe

des letztgenannten Versuches, statt aus Weiss und Schwarz, aus Roth und Blau zusammengesetzt, so erscheint jeder violette Ring an der Grenze des rötheren Violets blauer, an der Grenze des blaueren Violets röther. Graue Felder auf farbigem Grunde erscheinen in der Contrastfarbe, z. B. Maulwurfshügel auf grüner Wiese röthlich, weisse Wolken auf blauem Himmel gelblich. Ein Gegenstand, der von Lampen- und Mondlicht gleichzeitig beleuchtet ist, wirft zwei farbige Schatten; der Schatten des Lampenlichtes erscheint blau, der Mondschatten gelb.

Der simultane Contrast wird am einfachsten als eine Urtheilstäuschung erklärt; das Urtheil über absolute Intensitäten ist sehr mangelhaft und auf Vergleichung angewiesen, so dass die Intensitätsunterschiede im Nebeneinander besonders stark hervortreten. Auch der simultane Farbencontrast lässt sich auf Intensitätsvergleichung zurückführen, indem die Erregungszustände der correspondirenden Young-schen Elemente benachbarter Felder verglichen werden. So erscheint Grau neben Roth grünlich, weil im grauen Felde die Erregung derjenigen Fasern besonders hervortritt, die im rothen Felde nicht erregt sind. Nach demselben Princip sind auch die farbigen Schatten leicht erklärbar, wenn man bedenkt, dass der Grund vom gelben und vom weissen, der Lampenschatten nur vom weissen, und der Mondschatten nur vom gelben Lichte beleuchtet ist; Weiss muss aber neben Weissgelb bläulich erscheinen, und Gelb neben Weissgelb besonders stark hervortreten.

Diese psychologische Erklärung des simultanen Contrastes wird dadurch besonders wahrscheinlich, dass auf ganz unerregten Netzhautstellen keine Farbeninduction stattfindet, also keine associirten Empfindungen auf der Netzhaut angenommen werden können (Rollett).

c. Die Irradiation.

Helle Gegenstände erscheinen auf dunklem Grunde vergrössert, auf Kosten des Grundes, so dass ein weisser Streifen zwischen schwarzen Feldern breiter aussieht, als ein ebenso breiter schwarzer Streifen auf weissem Grunde. Man erklärte dies früher durch wirkliche Irradiation, d. h. nervöse Ausstrahlung der Erregung (vgl. p. 283, 330). Nach der jetzt verbreiteteren Ansicht beruht die Erscheinung nur auf ungenauer Accommodation, wodurch die hellen Gegenstände in Zerstreuungsbildern erscheinen. Das Bewusstsein hat die Neigung, den halbbeleuchteten Saum (welcher die Breite des Radius der Zerstreuungs-

kreise hat) dem prädominirenden Theile des Bildes hinzuzufügen; nun prädominirt einerseits das Helle vor dem Dunkeln, andererseits aber das Object vor dem Grunde. Ist der Grund schwarz, das Object weiss, so vereinigt sich beides, um das Object auf Kosten des Grundes vergrössert erscheinen zu lassen; ist aber das Object schwarz, der Grund weiss, so kann der zweite Einfluss den ersten so übertreffen, dass auch schwarze Linien auf Kosten des weissen Grundes verbreitert erscheinen (Volkmann).

d. Die entoptischen Erscheinungen.

Diese Erscheinungen sind nur insofern als subjectiv zu betrachten, als ihre Ursache im Beobachter selbst liegt; es sind aber wirkliche optische Erregungen, deren Object nur dem Auge selbst angehört.

1. Die Mouches volantes und die fixen Augentrübungen; bewegliche oder seltener feste Trübungen des hellen Gesichtsfeldes, erstere meist in Form von Fasern, Perlschnüren u. s. w. Sie erklären sich aus dem Schatten, welchen Trübungen der brechenden Medien, namentlich des Glaskörpers, auf die Netzhaut werfen; diese Schatten sind um so diffuser, je entfernter von der Netzhaut die Trübung sitzt. Man kann sie dagegen sämmtlich, soweit sie im Glaskörper liegen, scharf projiciren, wenn man parallelstrahliges Licht durch den Glaskörper gehen lässt, d. h. einen leuchtenden Punct im vorderen Brennpunct des Auges anbringt.

2. Die Purkinje'sche Aderfigur, der auf die Stäbchenschicht fallende Schatten der Netzhautgefässe, eine schwarze Verästelung auf braunrothem Grunde. Der Schatten ist beständig vorhanden und wird deshalb nicht bemerkt; er wird auffallend: 1) durch langsame Bewegung eines Lichtes vor dem Auge (Purkinje), wobei die regelmässige Bewegung des Schattens alsbald auffällt; auch die Fovea centralis wird durch ihren Randschatten sichtbar; 2) durch starke seitliche Beleuchtung der Sclera, wobei der Schatten an eine ungewöhnliche Stelle fällt (Purkinje); 3) durch rasches Bewegen einer feinen Oeffnung vor der Pupille (Purkinje), wobei der Schatten durch seine schärfere Begrenzung und seine Bewegung auffällt; nur die Gefässe, welche zur Bewegung senkrecht verlaufen, werden sichtbar; 4) ohne Weiteres beim ersten Aufschlagen der Augen des Morgens, wobei die ausgeruhte Netzhaut durch den Schatten überrascht wird (Hermann).

Bei der ersten Methode wird der wahrnehmbare Schatten nicht direct von den einfallenden Strahlen, sondern von dem Netzhautbilde der Flamme geworfen; dies geht aus der Bewegungsrichtung der Schattenfigur hervor (H. Müller); die-

selbe ist bei Bewegung der Flamme im Meridian gleichsinnig, bei Bewegung senkrecht zum Meridian entgegengesetzt. Ist *a* (Fig. 67) die Flamme, *k* der Knotenpunct, so ist *b* ihr Netzhautbild, *c* der Schatten des Gefässes *g*, und *A* dessen Projection nach aussen. Bewegt sich nun *a* nach rechts *(a')*, so geht *b* nach links, *c* ebenfalls nach links, also *A* wie *a* nach rechts. Bewegt sich dagegen *a* senkrecht zur Meridianebene, d. h. zur Zeichnung, z. B. nach oben, so geht *b* nach unten, *c* nach oben, also *A* nach unten. Bei der zweiten und dritten Methode geht der Schatten immer entgegengesetzt der Lichtquelle, seine Projection also gleichsinnig. — Dass die parallactische Bewegung des Schattens die Stäbchenschicht als Ort der Wahrnehmung ergiebt, ist schon von p. 391 erwähnt.

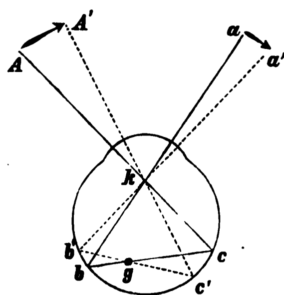


Fig. 67.

3. Die Haidinger'schen Büschel sieht man auf blauem oder weissem Grunde durch ein Nicol'sches Prisma als ein gelbes Doppelbüschel, welches sich mit dem Nicol dreht, und in dessen Polarisationsebene seine Axe hat. Die Ursache liegt wahrscheinlich in der strahlenförmig um die Fovea angeordneten Lage der schrägliegenden Radialfasern im gelben Fleck; da dieselben anisotrop sind, so werden sie die Figur bewirken können, wenn sie die extraordinären blauen Strahlen stärker absorbiren als die ordinären (Helmholtz).

4. Der Capillarstrom der Netzhautgefässe wird entoptisch bei rasch intermittirendem hellen Lichte (z. B. beim Flimmern rotirender schwarzweisser Sectorenscheiben, oder bei rascher Bewegung der gespreizten Finger vor einer Lampenglocke, Vierordt), ferner beim Betrachten der Sonne durch ein dunkelblaues Glas (Rood) in Form bewegter Puncte (Blutkörperchen) wahrgenommen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist noch nicht ganz sicher.

5. Zahlreiche andere entoptische Erscheinungen, wie die Purkinje'sche Lichtschattenfigur, der Maxwell'sche und der Loewe'sche Ring, sind noch nicht genügend aufgeklärt.

e. Die Wirkungen nicht optischer Reizungen.

Jede Erregung des nervösen Apparates im Auge oder im Opticusstamm macht entsprechend der specifischen Energie dieser Gebilde Lichtempfindungen, welche in der Richtung des Sehstrahls nach Aussen projicirt werden.

1. Mechanische Reizungen. Quetschung oder Durchschneidung des Opticusstammes bewirkt eine blitzartige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes; ebenso ein Schlag auf das Auge. Beim Druck

auf eine beschränkte Stelle des Augapfels erscheint diametral gegenüber eine sog. Druckfigur, meist ringförmig, wahrscheinlich weil die Mitte der Druckstelle durch Anämie unerregbar wird; bei krankhaft erregbaren Augen genügt sogar die Berührung des die Retina durchfliessenden Blutes, um Lichterscheinungen (Funken, Gefässbilder) hervorzurufen. Endlich bewirkt eine plötzliche Accommodationsveränderung im Dunkeln durch die damit verbundene Zerrung des vorderen Netzhautrandes das sog. Accommodationsphosphen, einen leuchtenden Saum am Rande des Gesichtsfeldes (Purkinje, Czermak); nach Andern (Hensen & Völckers, Berlin) entspricht der Ring nicht dem Rande, sondern dem hinteren Theil der Netzhaut, der, wegen seiner strafferen Befestigung, bei der Zerrung der Chorioidea gedehnt wird. Gleichmässiger Druck auf den Augapfel bewirkt sehr mannigfache und zeitlich wechselnde, zum Theil farbige Erscheinungen im Gesichtsfelde (Purkinje u. A.), auf welche nicht näher eingegangen werden kann.

2. Electrische Reizung. Galvanische Ströme, welche durch den Augapfel oder in der Nähe desselben durch den Kopf geleitet werden, erzeugen bei Schliessung und Oeffnung Lichtblitze. Der erstere ist beim aufsteigenden, der letztere beim absteigenden Strome stärker (Helmholtz). Während des Geschlossenseins erscheint das Gesichtsfeld in seiner Helligkeit und Farbe etwas verändert, heller und mehr violet bei aufsteigendem, dunkler und mehr röthlichgelb bei absteigendem Strome (Ritter, Schelske). Ausserdem werden, ähnlich wie bei Druck, mannigfache Erscheinungen, Flecken, Ringe etc., im Gesichtsfelde beobachtet (Purkinje u. A.).

f. Erscheinungen cerebralen Ursprungs.

Als Phantasmen oder Hallucinationen bezeichnet man die mannigfachen Bilder, welche beim Einschlafen, im Traume, pathologisch auch im wachen Zustande, ohne reelle Ursache auftreten. Hierher gehören auch die Bilder, welche willkürlich durch die Einbildungskraft mit grösserer oder geringerer Lebhaftigkeit im dunklen Gesichtsfelde erzeugt werden können.

IV. Die Bewegungen der Augäpfel.

1. Die Bewegungsgesetze.

Das Auge besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit in der Augenhöhle, und die absolute Beweglichkeit des Sehorgans wird noch durch die des ganzen Kopfes bedeutend vermehrt. Hierdurch wird es möglich, bei

[illegible] Richtungen des Raumes Gegenstände [illegible] Beweglichkeit des Bulbus beruht auf der Art [illegible] Er ruht nämlich in dem Fettpolster [illegible] eines Kugelgelenks in der Pfanne, ist [illegible] Gehemmt werden diese Drehungen, [illegible] bewirkt werden, erstens durch die [illegible] zweitens durch den Widerstand des Opticus- [illegible] Drehbewegungen können noch Ortsveränderungen [illegible] stattfinden, weil die Umgebung nachgiebig, also [illegible] ist.

[illegible] Drehpunktes kann dadurch bestimmt werden, [illegible] zwischen rechtem und linkem Hornhautrand mit [illegible] misst, und ausserdem den Winkel, um welchen [illegible] muss, damit einmal der linke und einmal der [illegible] mit einem nahen Verticalfaden deckt; dieser [illegible] Visirbogen gemessen; im Mittel liegt der Dreh- [illegible] mm. hinter der Basis der Hornhaut oder 13,557 mm. [illegible] d. h. etwas hinter der Mitte der Augenkugel; [illegible] mehr nach hinten, bei Hypermetropen etwas nach [illegible] Donders & Doijer).

[illegible] Augapfels sind nicht ganz frei, sondern durch [illegible] beschränkt, welche für die Orientirung im Seh- [illegible] sind (s. unten). Diese Gesetze sind theils durch [illegible] am Augapfel, theils durch die Beobachtung [illegible] Nachbildern, welche sich mit dem Auge bewegen (p. 406), [illegible] blinden Fleckes festgestellt worden.

[illegible] dieser Gesetze ist folgendes: Jede Lage der Seh- [illegible] ist mit einer ganz bestimmten Orientirung des [illegible] verbunden (Donders, Meissner), also von den [illegible] die festgelegte Sehaxe (sog. Raddrehung) denkbaren [illegible] kommt jedesmal nur Eine gesetzmässig vor.

[illegible] kann nur durch ein Bewegungsgesetz [illegible] innegehalten werden, welches durch zahlreiche Versuche [illegible] Meissner, Donders, Helmholtz) festgestellt worden [illegible] lautet: Das Auge macht, von einer bestimmten [illegible] ausgehend, alle seine Drehungen so, dass die [illegible] zur primären und zur neuen Lage der Sehaxe senk- [illegible] steht (Listing'sches Gesetz): die Sehaxe bleibt also bei allen [illegible] des Auges ungedreht (atrop).

Die Gesetze der Augenstellungen ergeben sich aus diesem Gesetz am leichtesten, wenn man beide Augen zusammen betrachtet. Man nennt Visirebene diejenige Ebene, welche durch die Drehpuncte beider Augen geht, und in welcher beide Sehaxen, also auch der fixirte Punct liegt. Eine bestimmte Lage der Visirebene, welche weiter unten genauer definirt werden soll, heisse die Primärlage, und die sagittale Stellung der Sehaxe in der Primärlage (wobei also beide Sehaxen parallel sind) heisse die Primärstellung der Sehaxe, und die dadurch völlig bestimmte Stellung des Bulbus (z. B. geht die Visirebene durch den blinden Fleck) die Primärstellung des Auges. Man nennt nun den Meridian, in welchem die Netzhaut in der Primärstellung des Auges von der Visirebene geschnitten wird, den horizontalen Netzhautmeridian, und den dazu senkrechten den verticalen.

Wird bei sagittal bleibenden Sehaxen die Visirebene gehoben oder gesenkt, so fällt offenbar die gesetzmässige (zur ersten oder zweiten Lage der Sehaxe senkrechte) Drehaxe mit der Verbindungslinie der Augendrehpuncte (Axe der Visirebene) zusammen, die horizontalen Meridiane bleiben in der Visirebene. Wird ferner bei bleibender Primärlage der Visirebene die Sehaxe nach aussen oder innen gedreht, so ist die gesetzmässige Drehaxe senkrecht zur Visirebene, und wiederum bleibt der Horizontalmeridian in der Visirebene. Geht dagegen die Sehaxe in irgend eine andere Lage über, so dass die gesetzmässige Drehaxe mit der Visirebene einen schiefen Winkel bildet, so fällt der Horizontalmeridian mit der Visirebene nicht mehr zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel, den sog. Raddrehungswinkel. Die Raddrehung ist also Null: 1. bei allen sagittalen Parallelstellungen der Sehaxen, wo also nur Erhebung oder Senkung des Blicks aus der Primärlage stattgefunden hat, 2. bei allen Convergenzen innerhalb der Primärlage der Visirebene, wo also nur eine Innen- oder Aussenwendung des Blicks bei unveränderter Neigung stattgefunden hat. Raddrehung ist vorhanden, wenn sowohl Erhebung als Seitenwendung erfolgt ist. Die Raddrehung eines Auges hat den Sinn des Zeigers einer von ihm betrachteten Uhr, wenn der Blick nach links und oben oder nach rechts und unten gewendet wird. Man nennt die von der Primärstellung abweichenden Augenstellungen Secundärstellungen (Manche nennen die mit Raddrehung verbundenen Secundärstellungen Tertiärstellungen).

Der Uebergang aus einer Secundärstellung A in eine andere B muss um eine solche Axe geschehen, dass das Auge in der

neuen Stellung so orientirt ist, als ob es direct aus der Primärstellung in sie übergegangen wäre; denn nur so kann das Gesetz erfüllt bleiben, dass mit jeder Lage der Sehaxe die Orientirung vollkommen bestimmt ist. Die Drehung, welche diese Bedingung erfüllt, findet man folgendermassen: Man halbire den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage A der Sehaxe, ebenso den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage B der Sehaxe; die gesuchte Drehaxe steht auf den beiden Halbirungslinien senkrecht (Helmholtz'sche Ergänzung des Listingschen Drehgesetzes). Ist einer der beiden Winkel Null, d. h. A oder B die Primärlage, so geht das Gesetz in das Listing'sche über.

Die Gesetze, welche die Augendrehungen beherrschen, sind nothwendige Bedingungen der Orientirung im Raume. Wäre bei gegebener Lage der Sehaxe jede Stellung der Netzhautmeridiane möglich. so könnte eine fixirte Linie sich in jedem Meridian abbilden, und wir müssten, um ihre Richtung zu erkennen, nicht bloss die Stellung der Sehaxe zum Kopf, sondern dazu auch die Orientirung der Netzhautmeridiane zum Kopf wahrnehmen; letzteres wird durch jene gesetzmässigen Beziehungen erspart. Wenn aber mit jeder Sehaxenstellung eine bestimmte Augenstellung gesetzmässig verbunden sein soll, so konnte dies, wie mathematisch nachweisbar, durch kein anderes Gesetz einfacher, als durch das Listing'sche erreicht werden, welches also durch das Princip der leichtesten Orientirung verlangt wird und sich vermöge seiner Zweckmässigkeit allmählich beim Individuum, oder durch natürliche Züchtung (s. Einleitung), herangebildet haben mag (Helmholtz). Die Primärstellung, deren Definition darin liegt, dass von ihr aus reine Erhebungen und reine Seitenwendungen ohne Raddrehung stattfinden, muss nach jenem Princip in der Mitte des ganzen Bewegungsfeldes liegen, und entspricht in der That der Axe des Orbitalkegels.

In keinem Widerspruch mit diesen Principien steht die neuerdings gefundene Thatsache (Javal, Skrebitzky, Nagel) dass bei seitlichen Kopfneigungen eine wirkliche (compensatorische) Raddrehung stattfindet, die anscheinend mit der Kopfdrehung in unabänderlichem nervösem Connex steht, dass ferner beim Binocularsehen, namentlich zum Behufe des Einfachsehens (s. unten), mannigfache Abweichungen vom Listing'schen Gesetze vorkommen (Meissner, Hering u. A.).

Die Wirkungen des Listing'schen Gesetzes lassen sich auf dem Wege der analytischen Geometrie oder der sphärischen Trigonometrie leicht ableiten. Ist α die verticale und β die horizontale Abweichung der Sehaxe von der Primärstellung, so findet man den Raddrehungswinkel γ aus der Gleichung (Helmholtz):

$$- \tan \gamma = \frac{\sin \alpha \sin \beta}{\cos \alpha + \cos \beta}$$

oder

$$-\tang \frac{\gamma}{2} = \tang \frac{\alpha}{2} \tang \frac{\beta}{2};$$

auch diese Gleichungen zeigen, dass für $\alpha = 0$ oder $\beta = 0$ die **Raddrehung** 0 ist (p. 413). — Am bequemsten lassen sich die Raddrehungsgesetze durch Modellvorrichtungen überblicken (Phänophthalmotrop von Donders, Blemmatotrop von Hermann).

Die Verificirung des Listing'schen Gesetzes geschieht am besten dadurch dass man einem Netzhautmeridian ein lineares Nachbild imprägnirt und durch Projection desselben auf eine mit horizontalen und verticalen Linien versehene Wand die Schnittlinie des Meridians mit dieser Wand für jede Lage der Sehaxe feststellt (Helmholtz). Es sei Fig. 68 eine vor dem Auge in der (reducirten) Entfernung AB befindliche verticale Ebene, und p der Durchschnittspunct derselben mit der Sehaxe in der Primärstellung. Blickt jetzt das Auge auf irgend einen andern Kreuzungspunct der Figur, so stellen die ein Hyperbelsystem bildenden Linien (entsprechend reducirt) die Richtungen dar, in der die Ebenen des horizontalen und des verticalen Meridians die betrachtete Ebene schneiden. Man sieht dass diese Richtungen bei den Secundärstellungen, d. h. bei Stellungen innerhalb der Linien $h\,h$ und $v\,v$, horizontal, resp. vertical bleiben, bei allen übrigen Stellungen (Tertiärstellungen) aber vermöge der Raddrehung von der horizontalen, resp. verticalen Richtung abweichen. Wird in der Primärstellung das verticale stark gezeichnete Kreuz bei p fixirt, und so dem verticalen und horizontalen Meridian ein Nachbild imprägnirt, so bleibt dasselbe in den Secundärstellungen (s, s_1) unverändert, nimmt aber in den Tertiärstellungen t und t_1 die angegebene Lage ein, erscheint also schräg und zugleich nicht mehr rechtwinklig, entsprechend den Durchschnittslinien der beiden (natürlich stets zu einander verticalen) Meridianebenen mit der betrachteten Ebene. Wäre das Kreuz in p (wie das punctirte), so gestellt dass sein einer Schenkel in die Linie $p\,t$, in der sich der Blick bewegt, fällt, so würde keine Verziehung des Nachbildes bei t eintreten.

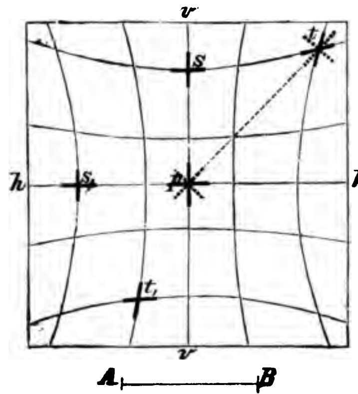


Fig. 68.

2. Die Wirkung der Augenmuskeln.

Die Wirkungsweise jedes einzelnen Augenmuskels, d. h. die Lage der Axe, um welche er für sich allein das Auge zu drehen vermag, lässt sich berechnen, wenn man vorher den Ort seines Ursprungs in der Orbita (für den Obliquus superior statt dessen den Ort der Trochlea) und seines Ansatzes am Bulbus kennt; die Lage dieser Puncte wird ausgedrückt durch die Abscissenlängen, welche die von ihnen auf drei

zum Auge festen Coordinatenaxen gefällten Lothe auf diesen abschneiden, und die Lage der Drehaxe durch die drei Winkel, welche sie mit den drei Coordinatenaxen des Auges in der Ausgangsstellung bildet. Als natürlichste Coordinatenaxen des Auges ergeben sich die Sehaxe und die äquatorialen Durchmesser des horizontalen und verticalen Meridians (Queraxe und Höhenaxe). Aus solchen Bestimmungen (Ruete, Fick) ergiebt sich für die Primärstellung: 1. die sechs Augenmuskeln stellen drei Antagonistenpaare dar, d. h. je zwei haben eine gemeinsame Drehaxe; 2. die Drehaxe des Rectus externus und internus fällt mit der Höhenaxe zusammen, d. h. sie drehen den Hornhautscheitel rein nach aussen und innen; 3. die Drehaxe des Rectus superior und inferior liegt im Horizontalschnitt des Auges, weicht aber von der Queraxe nach vorn und innen etwa um 20° ab, die Muskeln drehen also die Hornhaut nach oben und etwas innen, resp. unten und etwas innen; 4. die Drehaxe der Obliqui liegt ebenfalls im Horizontalschnitt, und bildet mit der Queraxe nach vorn und aussen einen Winkel von 60°; sie drehen also die Hornhaut: der Obl. superior nach aussen und unten, der Obl. inferior nach aussen und oben. Sowie das Auge nicht mehr in Primärstellung ist, ändert sich natürlich die Drehaxe jedes Muskels.

Die Listing'schen Drehaxen für Drehung aus der Primärlage liegen sämmtlich in der zur Sehaxe senkrechten oder äquatorialen Ebene (p. 412). Von den Drehaxen der Augenmuskeln liegt nur die des Rectus ext. und int. in dieser Ebene, für jede andere als reine Aussen- oder Innenwendung des Blicks müssen also mehrere Muskeln zusammenwirken. Man findet die resultirende Drehwirkung mehrerer Muskeln, sowie auch umgekehrt die erforderliche Wirkung der einzelnen bei geforderter Drehung des Auges, nach dem p. 226 besprochenen Parallelogramm der Drehmomente. Fig. 69 stellt den Horizontalschnitt des linken Auges dar, SS_1

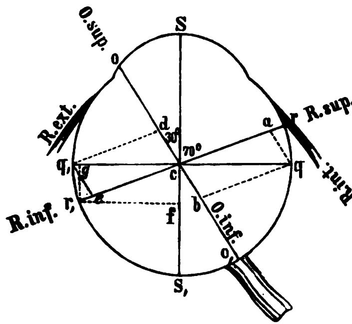


Fig. 69.

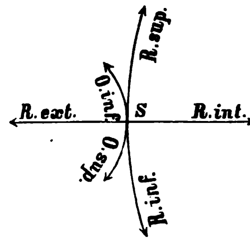


Fig. 70.

die Sehaxe, $q\,q_1$ die Queraxe. Die Ebene enthält nach dem oben Gesagten die Drehaxe des Rect. sup. und inf. $r\,r_1$ und die der Obliqui $o\,o_1$. Die Figur zeigt, dass zu einer Drehung des Bulbus um die Queraxe mit dem Moment $c\,q$ (in der Richtung Hornhaut nach oben) der Rectus superior und Obliquus inferior zusammenwirken müssen und zwar im Verhältniss von $c\,a$ und $c\,b$. Für eine gleich grosse Drehung $c\,q_1$ im entgegengesetzten Sinne (Hornhaut nach unten) müssen Obliquus superior und Rectus inferior im Verhältniss von $c\,d$ und $c\,e$ zusammenwirken. Ferner zeigt die Figur, dass der Rectus inferior für sich nicht bloss eine Drehung um die Queraxe ($c\,g$) sondern auch eine um die Sehaxe ($c\,f$) bewirken würde, etc. In Fig. 70 ist die Bewegung des Hornhautscheitels S durch die einzelnen Augenmuskeln dargestellt; die Figur bedarf keiner Erläuterung, als dass die Längen der Bahnen von S ab jedesmal einer Drehung von 50^0 entsprechen. Durch Vorrichtungen, in welchen die Augen durch Kugeln, die Zugrichtungen der Muskeln durch über Rollen gehende Schnüre dargestellt sind (Ophthalmotrop von Ruete & Knapp) lässt sich die Zusammenwirkung der Muskeln und die Inanspruchnahme derselben bei verlangter Drehung leichter als durch Rechnung übersehen.

3. Die motorische Correspondenz beider Augen.

Beide Augäpfel sind in ihren Bewegungen sehr von einander abhängig, sie bilden einen einzigen Apparat, welcher sich immer in solchen Stellungen hält, in welchen möglichst viele Puncte, namentlich aber diejenigen Gegenstände, welche direct gesehen werden, einfach erscheinen. Das Hauptgesetz ist daher, dass beide Sehaxen stets sich in einem vor den Augen liegenden Puncte, dem Fixationspuncte, schneiden, so dass sie immer in einer gemeinsamen Ebene, der Visirebene, bleiben und nach vorn convergiren oder parallel sind. Abweichungen hiervon nennt man Schielen (Strabismus); die gewöhnlichste ist die, dass das eine Auge an dem vom anderen fixirten Puncte vorbeivisirt, eine seltnere die, dass das eine Auge nach oben, das andere nach unten blickt.

Die letztere Schielart lässt sich jedoch willkürlich an der Hand des binocularen Einfachsehens hervorbringen, wenn man zwei nebeneinander befindliche stereoscopische Ansichten ohne Apparat zur Deckung bringt (vgl. unten Fig. 80), und nun das Blatt langsam in seiner Ebene dreht; jedes Auge folgt dann seinem Bilde, das eine nach oben, das andere nach unten. Auch macht, wenn man ein einzelnes Bild dreht, das entsprechende Auge abnorme Raddrehungen (vgl. p. 414), so dass das Einfachsehen bestehen bleibt. Man ersieht hieraus, dass die ganzen Gesetze der Augenbewegungen dem Zwecke des binocularen Einfachsehens untergeordnet sind, und sich wahrscheinlich unter diesem Einfluss entwickelt haben. Dem Individuum sind sie angeboren; schon der Neugeborene fixirt binoculär.

Da die Bewegungen beider Augen keineswegs symmetrisch sind (nur bei Fixirung median gelegener Objecte ist dies der Fall), so ist zur Erklärung der motorischen Correspondenz die sehr wahrscheinliche

Annahme gemacht worden (Hering), dass das Doppelauge zwei Bewegungstendenzen hat: 1) gleiche Erhebung und Seitenwendung; dies würde, für sich genommen, stets Parallelismus der Sehaxen bedingen; 2) gleiche Einwärts- oder Auswärtsdrehung. Aus dem Zusammenwirken dieser beiden Momente folgt die wirkliche Einstellung in jedem Einzelfalle, wobei Compensationen, sei es der antagonistischen motorischen Innervationen, sei es der antagonistischen Muskelzüge, stattfinden.

Der centrale Connex der Augenmuskelnerven (p. 289) hat seinen Sitz in den Vierhügeln (p. 301). Mit der zweiten eben genannten Bewegung ist zugleich die Accommodation und die Pupillenverengerung beider Augen dergestalt associirt, dass auch diese beiderseits stets gleich sind (p. 382). Im Schlafe (nach Sander nur im Beginne und am Ende desselben) sind die Bulbi einwärts und nach oben gerollt.

V. Das binoculare Sehen.

Beim gewöhnlichen Sehen wirken beide Augen zusammen; die Vortheile, welche dadurch geboten werden, sind: 1. Correctionen von Fehlern etc. eines Auges durch das andere; z. B. correspondirt der blinde Fleck des einen Auges mit einer sehenden Stelle des andern (s. unten); 2. eine vollkommnere Raumanschauung, da das Betrachten eines Gegenstandes von zwei verschiedenen Standpuncten aus statt einer blossen Flächenprojection auch die Ausdehnung in der dritten Dimension zur Anschauung bringt; 3. genauere Schätzung der Grösse und Entfernung der Gegenstände.

1. Die Correspondenz beider Netzhäute.

Trotz des Sehens mit zwei Augen erscheinen die Gegenstände im Allgemeinen einfach; dies kann nur dadurch geschehen, dass die Erregung gewisser zusammengehöriger Puncte beider Netzhäute im Bewusstsein an dieselbe Stelle des Raumes verlegt wird, mit anderen Worten: dass beide Augen nur Ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben, und dass die durch Erregung zweier zusammengehöriger Puncte entstehenden Lichteindrücke an Einer Stelle jenes Gesichtsfeldes erscheinen. Solche zusammengehörige Netzhautpuncte nennt man zugeordnete, correspondirende oder identische. Ein mit beiden Augen bei irgend einer Stellung derselben einfach gesehener Gegenstand muss also auf die beiden Netzhäute so seine Bilder werfen, dass die beiden Bildpuncte jedes Objectpunctes auf zwei identische Netzhautpuncte fallen.

Werden beiden Augen, und zwar correspondirenden Netzhautgegenden, Objecte dargeboten, die nach Contour, Helligkeit oder Farbe verschieden sind, so tritt meist abwechselnd das eine und das andere im gemeinsamen Gesichtsfelde auf (Wettstreit der Gesichtsfelder). Nur Figuren, die sich bequem zu einer einheitlichen vereinigen lassen, geben ein zusammengesetztes, aber auch hier sehr schwankendes Bild. Mischungen der Helligkeiten (Grau aus Schwarz und Weiss) und der Farben treten bei manchen Personen nie auf, während andere solche, zugleich mit der Empfindung des Glanzes (s. unten), wahrnehmen. Zwischen den Eindrücken beider Augen werden simultane und successive Contrasterscheinungen nach denselben Principien wahrgenommen, als ob die erregten Elemente demselben Auge angehörten.

Die angeführten Thatsachen, sowie einige unten zu erwähnende Erfahrungen der Stereoscopie, lehren, dass auch bei binoculärer Vereinigung die Erregungen beider Augen gesondert bestehen, die Identität also unmöglich darin bestehen kann, dass vermöge centraler Verbindung zweier correspondirender Opticusfasern dieselben nur Eine gemeinsame Nervenzelle erregen. Eine ungleich wahrscheinlichere Erklärung ist die, dass die Eindrücke identischer Stellen nur in Hinsicht auf Raumanschauung durch einen psychischen Act verschmolzen werden, und diese Verschmelzung empiristisch erworben ist durch die Erfahrung, dass sie wirklich bei richtigem Gebrauch der Augen immer von Einem Object herrühren; diese Annahme erklärt zugleich die beim stereoscopischen Sehen vorkommenden Abweichungen vom strengen Identitätsgesetz, sowie die Convergenz der verticalen Trennungslinien, die aus der Geläufigkeit des Fussbodens als Hauptobject abgeleitet werden kann (s. unten); endlich erwerben Schielende eine Correspondenz von Netzhautstellen, die beim Gesunden durchaus nicht identisch sind.

Die Frage des Verhaltens der Opticusfasern im Chiasma hat für die Entscheidung dieser Fragen wenig Bedeutung. Beim Menschen nehmen die Meisten halbe Kreuzung an, und zwar so dass die beiden rechten Netzhauthälften schliesslich ihre Fasern in den rechten Tractus, die beiden linken in den linken senden. Nur so kann das Vorkommen gleichnamiger Hemiopie, d. h. Erblindung zweier correspondirender Netzhauthälften, also Wegfall einer Hälfte des Gesichtsfeldes, bequem erklärt werden (durch Lähmung eines Tractus). Da es Thiere mit unzweifelhafter halber Kreuzung giebt (Hund; hier macht Exstirpation eines Bulbus Verdünnung beider Tractus; nach Baumgarten und Gowers auch beim Menschen; nach Andern kommen hier individuelle Variationen vor), andererseits Thiere mit unzweifelhaft totaler (Knochenfische; hier geht ein Opticus ohne Verbindung über

den andern hinweg), endlich beim Menschen Fälle ohne jede Kreuzung, d. h. ohne Chiasma, bei normalem Sehact, beobachtet sind (Vesal u. A.), da ferner äussere Kreuzungen innerhalb des Gehirns ganz oder theilweise compensirt oder nachgeholt werden können, so verliert die Frage viel von ihrer Bedeutung für die Physiologie der Identität, zumal wenn letztere erworben und veränderlich ist. Zu beachten ist übrigens, dass bei sehr vielen Thieren die Augen seitwärts gerichtet sind, ihre Gesichtsfelder also nicht gemeinsam sind, sondern sich ergänzen.

2. Die Lage der identischen Puncte und der Horopter.

Ueber das Lageverhältniss der identischen Puncte ergeben sich sofort folgende Gesetze: 1. Da ein mit beiden Augen fixirter Punct C (Fig. 71), dessen Bilder also auf die Endpuncte der Sehaxen c und c_1 fallen, einfach erscheint, so müssen die beiden Endpuncte der Sehaxen c und c_1 identische Puncte sein. 2. Fixirt man nun die Mitte C eines Gegenstandes, welcher einfach erscheint, so müssen, wie die einfache Construction der Figur ergiebt, für alle Puncte der rechten Hälfte einer Netzhaut die identischen Puncte in der rechten Hälfte der anderen liegen, und umgekehrt (daher das p. 418 erwähnte Verhalten, betr. den blinden Fleck); ferner für die der oberen Netzhauthälfte eines Auges in der oberen des anderen, für die der unteren in der unteren des anderen. Sind die Kreise L und R (Fig. 72) Projectionen der beiden Netzhäute, so sind die gleichbezeichneten Quadranten a, a_1 u. s. w. identisch. Die beiden Meridiane, welche diese identischen Quadranten trennen, heissen Trennungslinien.

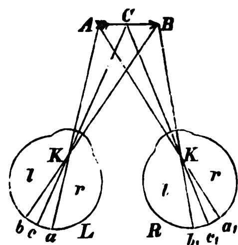


Fig. 71.

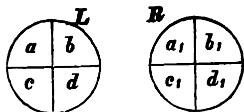


Fig. 72.

Zieht man bei einer gewissen Augenstellung für je zwei identische Puncte die zugehörigen Sehstrahlen, und verlängert sie über das Auge hinaus, bis sie sich (wenn überhaupt) schneiden, so sind die Durchschnittspuncte offenbar Puncte, welche bei dieser Augenstellung einfach erscheinen. Den Inbegriff aller derjenigen Puncte im Raum, welche bei einer bestimmten Augenstellung einfach erscheinen, nennt man den Horopter für diese Stellung. Hätte man für eine Augenstellung den Horopter auf irgend eine Weise vollständig ermittelt, so wäre dadurch offenbar das Lageverhältniss der identischen Puncte bestimmt, und für jede andere Augenstellung der Horopter zu construiren. Umgekehrt kann man, wenn man das Lageverhältniss jener kennt, für jede Augen-

stellung den Horopter ableiten. In Bezug auf dies Lageverhältniss ist nun die einfachste Annahme die, dass, wenn man beide Netzhäute sich mit den entsprechenden Trennungslinien aufeinander gelegt denkt, alle sich deckenden Retinapuncte identische seien. Dies ist jedoch, auch abgesehen von der nicht genau sphärischen Gestalt der Netzhaut (von welcher man sich unabhängig machen kann, indem man statt der identischen Netzhautpuncte identische Richtungslinien annimmt), nicht in aller Strenge der Fall. Namentlich sind die verticalen Trennungslinien nicht mit den verticalen Meridianen (p. 413) identisch. Liegen die horizontalen Meridiane (Trennungslinien) in einer Ebene, so convergiren die verticalen Trennungslinien für die meisten Augen etwas nach unten (Helmholtz, Volkmann). Die verticalen Trennungslinien sind zugleich die scheinbar verticalen Meridiane; d. h. ihre Bilder erscheinen zu denen der horizontalen senkrecht, obgleich sie es nicht wirklich sind. Der Winkel zwischen den ersteren beträgt 0 bis 3°, und kann merkwürdigerweise in kurzer Zeit beträchtlich schwanken (Donders).

Mit Hülfe der obigen Annahme und der eben erwähnten Abweichung lässt sich durch mathematische oder geometrische Ableitung der Horopter feststellen. Die Resultate der Rechnung werden durch Versuche bestätigt, woraus sich umgekehrt die Richtigkeit des angegebenen Lageverhältnisses der identischen Puncte ergiebt.

Eine allgemeine Ableitung des Horopters kann auf folgendem Wege geschehen (Helmholtz): Jeder Netzhautpunct kann als Durchschnittspunct eines Meridianes und eines Parallelkreises (Kreise, welche concentrisch um die Fovea centralis, gleichsam den Pol der Netzhautkugel, verlaufen) betrachtet werden. Man kann nun berechnen: 1. den Meridianhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnittslinien von je zwei durch identische Meridiane (und die Knotenpuncte) gelegten Ebenen: 2. den Circularhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnitte von je zwei durch identische Parallelkreise und die Knotenpuncte gelegten Kegelflächen; es ist dann 3. der Puncthoropter, d. h. der gesuchte Horopter der identischen Puncte, offenbar der Durchschnitt des Meridianhoropters und des Circularhoropters, also als Durchschnitt zweier Flächen, im Allgemeinen eine Curve doppelter Krümmung (Raumcurve).

Eine zweite Ableitungsmethode (Hering, Helmholtz) lässt die Ebene des verticalen Meridians um die Höhenaxe, und die des horizontalen um die Queraxe rotiren, die so erhaltenen Netzhautschnitte heissen Längs- und Querschnitte. Längsschnitte von gleichem Breitenwinkel (d. h. Winkel mit der Ebene des Verticalmeridians) sind identisch; die Durchschnittslinien der Ebenen identischer Längsschnitte bilden zusammen den Horopter der Längsschnitte. Ebenso bilden die identischen Querschnitte (von gleichem Längenwinkel) ein System

von Durchschnittlinien, den Horoptor der Querschnitte. Der Durchschnitt beider Horopter ist der gesuchte Puncthoropter.

Beide Methoden müssen natürlich bei richtiger Ausführung gleiche Resultate geben. Indessen hat jede derselben ihr besonderes Interesse, weil nicht bloss der Puncthoropter, sondern auch die Linienhoropter, die zu dessen Ermittelung führen, von Bedeutung sind. Dies gilt namentlich von dem oben erwähnten Meridianhoropter. Eine grade Linie, welche in einem Puncte fixirt wird, bildet sich nämlich offenbar in einem Netzhautmeridian ab. Wenn nun eine Linie auf zwei identischen Meridianen sich abbildet, so muss sie einfach erscheinen, auch wenn die einzelnen Puncte derselben nicht auf identische Puncte fallen. Denn die Doppelbilder werden sich dann im gemeinsamen Sehfelde so decken, wie die Linien AB und ab in Fig. 73. Der Meridianhoropter oder die Normalfläche (v. Recklinghausen) hat also die Eigenschaft, dass zwar nicht alle in ihm liegenden Puncte, aber wohl alle in ihm liegenden graden Linien einfach erscheinen.

A a B b

Fig. 73.

Für die practische Ausführung der Berechnung ist die zweite der oben genannten Methoden vortheilhafter, namentlich weil sie eine Berücksichtigung der p. 421 erwähnten Abweichung der physiologischen Verticalmeridiane gestattet. Auf die Resultate dieser Berechnung kann hier nicht eingegangen werden, weil eine erschöpfende Behandlung des schwierigen Horopter-Problems die Grenzen dieses Grundrisses überschreiten würde. Statt dessen werden im Folgenden diejenigen Horopterbestimmungen behandelt werden, welche sich durch einfache geometrische Betrachtung ergeben.

1. In der Primärstellung und bei den Secundärstellungen mit parallelen und gradeaus gerichteten Sehaxen ist der Horopter eine der Visirebene parallele Ebene, welche durch den Schneidepunct der beiden Höhenaxen geht. Da es aber hier sich um die physiologischen Höhenaxen handelt, deren Schneidepunct etwa 1,5 Meter unter der Vibrirebene liegt (vgl. p. 421), so liegt die Horopterebene, welche sonst unendlich weit nach unten entfernt sein müsste, nur etwa 1,5 Meter unter der Visirebene. Ist also der Blick horizontal gradeaus in die unendliche Ferne gerichtet, so ist der Fussboden die Horopterfläche, was für das Sehen in dieser Stellung von Wichtigkeit ist (Helmholtz). Doch soll ein hierzu passender Meridianwinkel nur bei einzelnen Personen vorkommen (Hering, Donders & Moll; vgl. p. 421).

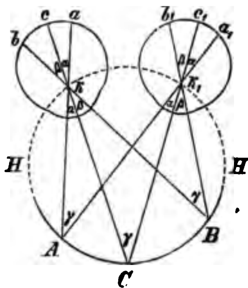


Fig. 74.

2. Bei convergenten symmetrischen Secundärstellungen ohne Raddrehung, d. h. mit Primärlage der Visirebene, besteht der Horopter aus zwei Linien: a) in Fig. 74 sind die beiden Augenquerschnitte durch die horizontalen Trennungslinien gelegt, die Ebene des Papiers also Visirebene, c und c_1 sind die Endpuncte der Sehaxen, C der fixirte Punct. Die identischen Puncte zu zwei Puncten der horizontalen Trennungslinie, a und b, sind a_1 und b_1. Die zugehörigen Sehstrahlen schneiden sich in den Puncten A und B, welche also Puncte der gesuchten

Heropterlinie sind. Man sieht nun sofort, schon aus der Winkelbezeichnung an den Knotenpuncten k und k_1, dass die Winkel bei A, B, C (γ) sämmtlich einander gleich sind. Sie müssen also, da sie die gemeinschaftlichen Fusspuncte k und k_1 haben, sämmtlich Peripheriewinkel eines zugleich durch k und k_1 gehenden Kreises HH sein, in welchem sich auch die Sehstrahlen aller übrigen identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien schneiden (J. Müller). — b) Die zweite Horopterlinie ist eine auf der Visirebene senkrechte, durch den Fixationspunct gehende Grade, nämlich diejenige, in welcher sich die beiden durch die verticalen Trennungslinien gelegten Ebenen schneiden (Prévost). Dies sieht man am leichtesten ein, wenn man die Fig. 75 auf ein Stück Papier zeichnet und diese längs der Linie HH so bricht, dass die beiden Seiten nach vorn convergiren. Es sind nämlich die beiden Augendurchschnitte durch die verticalen Trennungslinien gelegt, so dass die beiden convergirenden und sich in HH schneidenden Ebenen die der verticalen Meridiane sind; man sieht nun sofort, dass die Sehstrahlen aller Puncte der Trennungslinien, welche gleichweit vom Endpunct c, c_1 der Sehaxe, entfernt sind, also z. B. a und a_1, b und b_1 sich in Puncten der Durchschnittslinie HH treffen. In Wirklichkeit ist aber die mediane Horopterlinie nicht genau senkrecht zur Visirebene, weil die wahren verticalen Trennungslinien nicht vertical zu derselben stehen (p. 421). — Alle identischen Sehstrahlenpaare, die nicht zum verticalen oder horizontalen Meridian gehören, schneiden sich überhaupt nicht.

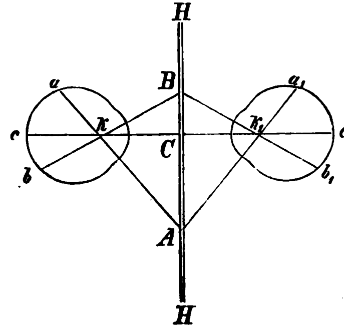


Fig. 75.

3. Bei (symmetrischen) Secundärstellungen mit Raddrehung (sog. Tertiärstellungen), bilden sowohl die verticalen als die horizontalen Trennungslinien beider Augen mit einander Winkel. Legt man durch jede verticale Trennungslinie eine Ebene, so schneiden sich diese beiden in einer zur Visirebene geneigten graden Linie (den Augen oben näher beim Blick nach oben und innen oder nach unten und aussen). Die geneigte Linie, sowie die geneigte Stellung der verticalen Trennungslinien verdeutlicht Figur 76, welche ebenso wie Figur 75, abzuzeichnen und in HH zu brechen ist. In dem geknifften Modell ist cCc_1 die Visirebene und HH die zu ihr geneigte Durchschnittslinie der beiden Trennungsebenen, wie in Figur 75. Man sieht nun, dass auch die Sehstrahlen aller in den verticalen Trennungslinien gelegenen identischen Puncte, z. B. a und a_1, b und b_1 sich in HH schneiden, dass diese Linie also den Horopter der vert. Trennungslinien darstellt. — Legt man auch durch die horizon-

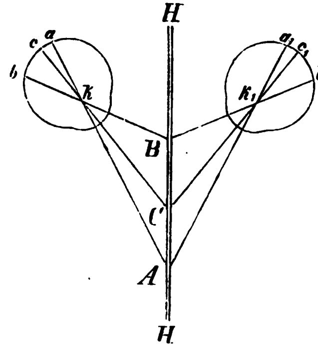


Fig. 76.

talen Trennungslinien Ebenen, so schneiden sich auch diese in einer Linie; die Sehstrahlen identischer Puncte der horizontalen Trennungslinien könnten sich also, wenn überhaupt, nur in dieser Linie schneiden. Zieht man aber von irgend einem Puncte der letzteren zwei Sehstrahlen, so treffen diese, wie man leicht einsieht, auf symmetrische, also nicht auf identische, Quadranten der horizontalen Trennungskreise. Hieraus folgt umgekehrt, dass die Sehstrahlen der identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien sich bei Tertiärstellungen überhaupt nicht schneiden, dass es für sie also keinen Horopter giebt.

Bisher war nur von symmetrischen Augenstellungen die Rede; auf die unsymmetrischen, bei welchen der fixirte Punct ungleich weit von den beiden Knotenpuncten entfernt ist, kann hier nicht eingegangen werden. Ganz allgemein ist der Horopter eine Raumcurve (p. 421), die nur in den erwähnten besonderen Fällen in Kreise, resp. grade Linien ausartet, und bei manchen Stellungen sich auf den fixirten Punct beschränkt.

Zu erwähnen ist noch ausser dem bisher betrachteten Puncthoropter der Meridianhoropter oder die Normalfläche, deren Eigenschaften schon p. 422 angegeben sind. Dieselbe ist (v. Recklinghausen) bei convergenten Secundärstellungen eine auf der Visirebene im Fixationspuncte senkrechte Ebene; bei symmetrischen Tertiärstellungen ein Doppelkegel, dessen Spitze im fixirten Puncte liegt. — Aus ersterem ergiebt sich die wichtige Folgerung, dass in einer vor dem Auge befindlichen Ebene, vorausgesetzt dass sie, wie wohl meistens, in Secundärstellung betrachtet wird, jede grade Linie einfach erscheinen muss, sobald ein Punct derselben in's Auge gefasst wird. — Versuche haben aber ausserdem ergeben, dass alle in der Normalfläche liegenden Graden, und nur diese, senkrecht zur Medianebene erscheinen, auch bei Tertiärstellungen, wo ihre wirkliche Richtung eine andere ist. Betrachtet man nämlich einen Drahtstern, dessen Strahlen in einer Ebene liegen, mit Fixation seines Mittelpuncts, so erscheint er nur in Secundärstellungen eben, verkrümmt dagegen in Tertiärstellungen und zwar weichen die Strahlen scheinbar in entgegengesetzter Richtung als die Normalfläche von der Ebene ab; erst dann erscheint der Stern in der Tertiärstellung eben, wenn man ihm künstlich die der Normalfläche entsprechende Krümmung giebt. — Andere Versuche zeigen, dass jeder leuchtende Punct, für dessen Entfernungsschätzung die anderen Mittel (s. unten) fehlen, auf der Richtungslinie in die Normalfläche projicirt wird. Wie es scheint ist also diese Fläche unseren Augen sehr geläufig und höchst wahrscheinlich spielt sie auch beim körperlichen Sehen (s. unten) eine grosse Rolle, indem die Lage jedes nicht in ihr liegenden Punctes nach ihr bemessen wird.

3. Die Doppelbilder.

Die Gegenstände, deren Bilder auf nicht identische (disparate) Netzhautpuncte fallen, müssen doppelt gesehen werden. Doch tritt dies nur dann stark hervor, wenn die Abweichung gross ist, besonders wenn die Gegend der Netzhautmitte betheiligt ist, wie bei Schielenden. Hier geht die Sehaxe des einen Auges weit am Fixationspunct des andern vorbei, so dass das Bild des fixirten Puncts auf sehr

disparate Netzhautpuncte fällt (die zuweilen identisch werden, vgl. p. 419). Man unterscheidet gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder, je nachdem die Sehaxen sich vor oder hinter dem fixirten Puncte F (Fig. 77) kreuzen. Man sieht sogleich, dass die Puncte A und B, deren Bilder auf symmetrische, also disparate Netzhauthälften fallen, in Doppelbildern erscheinen, und zwar A in gleichseitigen, B in gekreuzten. Der Ort der Doppelbilder wird übrigens nicht, wie früher behauptet wurde, in die Entfernung des fixirten Puncts, sondern in die wahre Entfernung verlegt (Helmholtz, Hering); vgl. jedoch unten p. 430.

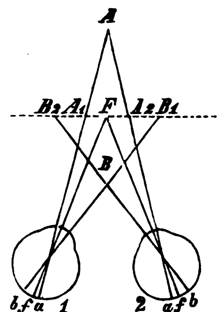


Fig. 77.

Dass im Allgemeinen nur einfache Bilder zum Bewusstsein kommen und von Verwirrungen im Sehfelde durch Verschmelzung nicht zusammengehöriger Bilder nichts bemerkt wird, hat seinen Grund wahrscheinlich in folgenden Umständen: 1. erscheinen die auf der Mitte der Retina sich abbildenden Gegenstände fast unter allen Umständen einfach, weil die Endpuncte der Sehaxen identische Puncte sind, und die Sehaxen sich stets in einem Puncte schneiden. Da diese Orte aber die des schärfsten Sehens sind und auf sie die Aufmerksamkeit fast ausschliesslich gerichtet ist, so überstrahlt der Eindruck des hier einfallenden Lichtes das ganze übrige Gesichtsfeld. 2. Die einfach erscheinenden Gegenstände könnten deshalb am intensivsten zum Bewusstsein kommen, weil sie denselben Theil des Seelenorgans mit doppelter Energie erregen. 3. Die Augen accommodiren immer zugleich für diejenigen Gegenstände, für welche ihre Axen eingestellt sind, so dass diese schärfer erscheinen als die vor oder hinter dem Schneidepunct der Axen, also nicht im Horopter, gelegenen. Jene Uebereinstimmung zwischen Augenbewegung und Accommodation wird einmal durch den Willen, dann aber auch durch einen nervösen Mechanismus (Czermak) bewirkt; denn auch bei Einwärtsdrehung nur eines Auges tritt Accommodation für die Nähe ein (p. 382). 4. Das Bewusstsein bringt unter Umständen auch Bilder nicht identischer Puncte zur Deckung (vgl. unten bei der Stereoscopie).

4. Die Wahrnehmung der Tiefendimension und die Stereoscopie.

Obwohl schon mit Einem Auge die Tiefendimension vermöge der Perspective, und der Veränderung der Projection bei Veränderung des Standpunctes, wahrgenommen wird, ist diese Wahrnehmung beim binocularen Sehen viel sicherer und vollkommener, wie z. B. der Versuch, mit Einem Auge einen Faden durch ein Nadelöhr zu bringen, zeigt. Auch lassen geometrisch einfache projectivische Zeichnungen von Körpern stets eine doppelte Auslegung zu, indem Vorn und Hinten in der Anschauung vertauscht werden kann. Die binoculare Tiefen-

wahrnehmung beruht darauf, dass beide Augen den Gegenstand von verschiedenen Standpuncten aus betrachten, so dass auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene perspectivische Bilder desselben fallen. Nur congruente Netzhautbilder jedoch können durchweg auf identische Puncte fallen: bei unveränderlicher Augenstellung kann deshalb nur ein Theil des Körpers einfach erscheinen, das übrige erscheint eigentlich doppelt. Sind z. B. *L* und *R* (Fig. 78) die beiden perspectivischen Netzhautbilder einer vor dem Gesicht befindlichen abgestumpften Pyramide, die ihre Spitze den Augen zukehrt, so können nur entweder allein die Bilder der Grundfläche *a b c d*, $a_1\ b_1\ c_1\ d_1$, oder allein die der Abstumpfungsfläche *e f g h*, $e_1 f_1\ g_1\ h_1$, auf identische Puncte fallen; im ersteren Falle erscheint die kleine Fläche doppelt, im zweiten die grosse. Dennoch werden beide Bilder zu einem, und zwar körperlichen Gesammteindruck vereinigt. Eine einfache Erklärung hierfür wäre folgende (Brücke): Die beiden Augen sind in fortwährender Bewegung, ihre Convergenz schwankt so hin und her, dass nach ein-

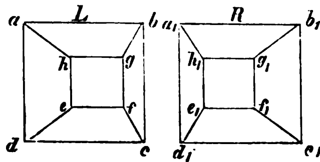


Fig. 78.

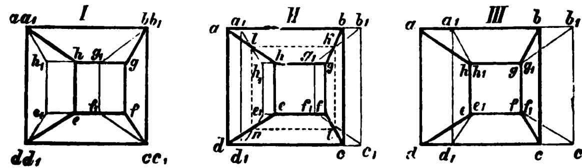


Fig. 79.

ander die Bilder aller Querschnitte der Pyramide auf identische Puncte der Netzhäute fallen. In Fig. 79 sind aus der hierbei entstehenden Reihe von Vereinigungseindrücken drei ausgewählt. Bei dem ersten fallen die Bilder der Grundfläche, beim dritten die der Abstumpfungsfläche auf identische Puncte, beim mittleren wird ein zwischen beiden liegender Querschnitt der Pyramide (*i k l n*) einfach gesehen. Da nun zum Zustandekommen des Eindrucks *III* die Augen stärker convergiren müssen als für *I*, und die Convergenz ein Mittel zur Schätzung der Entfernung ist (s. unten), so zieht das Bewusstsein den Schluss, dass die Flächen *e f g h*, *i k l n* und *a b c d* hinter einander liegen, und gewinnt so die Anschauung des Körperlichen, indem sämmtliche schnell auf einander folgenden Eindrücke sich zu einem einzigen vermischen.

Gegen diese Erklärung spricht aber die Erfahrung, dass die verschwindend kleine Zeit der Beleuchtung durch den electrischen Funken genügt, um zwei einfache stereoscopische Bilder zu einem körperlichen Eindruck zu verschmelzen (Dove); in diesem Moment können keine Augenbewegungen stattgefunden haben.

Dieser Versuch zwingt, die Identität der Netzhautpuncte so aufzufassen, wie p. 419 geschehen, nämlich als nur annähernd und als erworben. Identische Puncte sind also diejenigen, deren Bilder wir, durch Erfahrung belehrt, gewöhnlich verschmelzen. Wenn es aber zur Hervorbringung eines vernünftigen Eindrucks nothwendig scheint, so verschmelzen wir auch die Bilder zweier nicht genau identischer Puncte, die wir unter gewöhnlichen Umständen als Doppelbilder wahrnehmen würden; es lässt sich leicht zeigen, dass gleichzeitig Bilder, welche auf identische Puncte fallen, nicht vereinigt werden, ohne freilich als Doppelbilder deutlich wahrgenommen zu werden. Muss aber die Seele Bilder vereinigen, die nicht auf Deckpuncte fallen, so muss dies mit der Vorstellung verbunden sein, dass die entsprechenden Objectpuncte in dem Orte liegen, für welche die Augen eingestellt werden müssten, damit die Bilder auf Deckpuncte fallen. — Uebrigens wird die Brücke'sche Erklärung der stereoscopischen Vereinigung durch die Momentanbeleuchtungsversuche nicht gänzlich zurückgewiesen, denn für complicirte Gegenstände ist ein solches „Herumführen des Blickes" um dieselben jedenfalls sehr nützlich; auch genügt hier die Momentanbeleuchtung nicht.

Künstlich lässt sich das körperliche Sehen nachahmen, wenn man jedem Auge eine von seinem Standpuncte aus entworfene Zeichnung eines Körpers darbietet, nach Art der Fig. 78. Die Augen bringen auch hier successive oder momentan

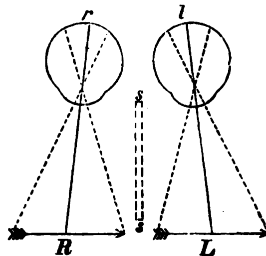


Fig. 80.

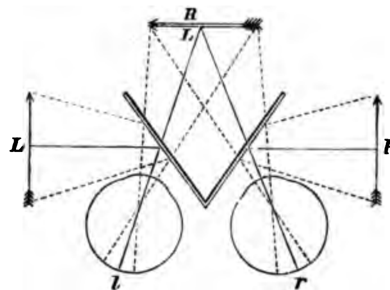


Fig. 81.

die verschiedenen Theile der Zeichnung zur Deckung und so entsteht der Eindruck des Körpers. Hierauf beruht die Anwendung der Stereoscope. Ohne weiteren

Apparat lassen sich die nebeneinander liegenden Bilder *R* und *L* zur Deckung bringen, wenn man jede der beiden Augenaxen auf das entsprechende Bild richtet (Fig. 80). Da indess nur Wenige ihre Augen hinlänglich in ihrer Gewalt haben, um zwei verschiedene Puncte einer Fläche zu fixiren, anstatt wie gewöhnlich die Axen in der betrachteten Fläche sich schneiden zu lassen, so sind Vorrichtungen angegeben, um diese Anstrengung zu ersparen (eine Erleichterung für Ungeübte bietet eine zur Ebene der Bilder verticale Scheidewand *s s*, Fig. 80), und auch bei gewöhnlicher Augenstellung die Bilder auf identische Puncte zu werfen. Die beiden bekanntesten Stereoscope sind das Wheatstone-sche (Fig. 81) und das Brewster'sche (Fig. 82), beide aus den Figuren einleuchtend. Bei ersterem werden durch zwei convergente Spiegel, bei letzterem durch zwei prismatische Gläser (Linsenhälften) *g g*, beide Bilder auf Einen Ort $\frac{R}{L}$ verlegt, auf den die Augenaxen gerichtet sind (in Fig. 82 sollte dieser Ort, wegen der Vergrösserung durch die Gläser, mehr nach unten liegen).

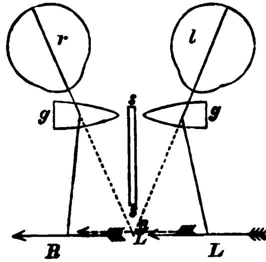


Fig. 82.

Bringt man zwei völlig gleiche Bilder in das Stereoscop, so erscheinen sie natürlich ganz wie ein einfaches. Sind sie aber in einer Kleinigkeit verschieden, die sich nur auf die Stellung gewisser Theile beschränkt, so müssen nach dem oben Erörterten diese Theile ausserhalb der Fläche erscheinen, vor oder hinter derselben. Daher kann man das Stereoscop benutzen, um zwei gleiche, aber in kleinen versteckten Puncten verschiedene Bilder von einander zu unterscheiden, z. B. eine ächte und eine nachgemachte Kassenanweisung, zwei (immer etwas verschiedene) Abgüsse derselben Form u. s. w. (Dove).

Verwechselt man die beiden stereoscopischen Bilder eines Körpers, z. B. die beiden Bilder der Figur 78, so dass das für das rechte Auge bestimmte vor das linke gebracht wird und umgekehrt, so erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, die kleine Fläche *e f g h* also hinter der grossen. In der That unterscheiden sich bei einer hohlen und von innen betrachteten Pyramide die von beiden Augen gewonnenen perspectivischen Ansichten nur insofern von denen, die von der massiven und von aussen betrachteten Pyramide herrühren, dass im ersten Falle das rechte Auge dieselbe Ansicht gewinnt, wie im zweiten das linke. Beim Betrachten eines Gegenstandes von aussen sieht das rechte Auge mehr von der rechten Seite als von der linken; die Fläche $b_1 c_1 f_1 g_1$ (Fig. 78) ist daher grösser als $a_1 d_1 e_1 h_1$; beim Hineinsehen in einen hohlen Körper umgekehrt; das rechte Auge würde dann die Ansicht *L* gewinnen, wo *b c f g* kleiner ist als *a d e h*. Ein solcher durch Verwechseln zweier stereoscopischer Bilder entstandener täuschender Eindruck heisst ein pseudoscopischer. Das Pseudoscop von Wheatstone (Fig. 83) ist ein Apparat, durch

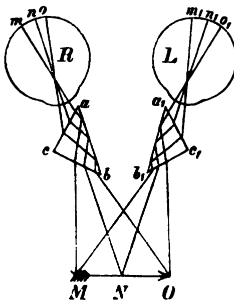


Fig. 83.

welchen die beiden einen Körper betrachtenden Augen einen pseudoscopischen Eindruck erhalten; jedes Auge erhält nämlich durch Totalreflexion von der Hypotenusenfläche eines rechtwinkligen Prismas den ihm zugehörigen Eindruck in verkehrter Anordnung, so dass er dieselbe Gestalt annimmt, wie sonst der dem anderen Auge zugehörige. Dadurch erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, während er seine Aussenfläche den Augen zuwendet, und umgekehrt: begreiflicherweise ist der Apparat nur bei symmetrisch geformten Körpern anwendbar.

Sehr ferne Gegenstände, z. B. die am Horizont liegenden Landschaftstheile, erscheinen gewöhnlich flächenhaft ausgebreitet, wie auf einem Gemälde, weil die beiden Augen einander zu nahe stehen, um wesentlich verschiedene Ansichten der fernen Körper zu gewinnen. Zur künstlichen Vergrösserung des Abstandes beider Augenstandpuncte dient das Telestereoscop (Helmholtz), ein Wheastone-sches Stereoscop, dessen beide Bilder L und R durch zwei den innern Spiegeln parallele, gegen den Horizont gewendete Spiegel ersetzt sind; die beiden Augen gewinnen hier Ansichten, als wenn sie den Ort der äusseren Spiegel einnähmen, und der Horizont erscheint daher verkörpert; der Apparat besitzt zugleich die Einrichtung des Fernrohrs. — Auf ähnlichem Princip beruhen die binoculären stereoscopischen Microscope.

Auch Nachbilder stereoscopischer Zeichnungen können zur stereoscopischen Vereinigung gebracht werden (Engelmann).

Giebt man den beiden stereoscopischen Bildern eines Körpers verschiedene Helligkeit oder verschiedene Farbe, — oder bringt man vor beide Augen verschieden helle oder verschieden gefärbte Flächen, so erscheint der Körper resp. die Fläche glänzend. — Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende: Eine mit Einem Auge betrachtete Fläche scheint glänzend, wenn sie das Licht sehr regelmässig reflectirt; jede vollkommen ebene oder vollkommen regelmässig gekrümmte Fläche zeigt daher Glanz. Wird dieselbe Fläche mit beiden Augen betrachtet, so erscheint sie beiden mit verschieden starkem Glanze und in verschiedener Helligkeit, weil das reflectirte Licht unter verschiedenen Winkeln in beide Augen einfällt. Erhalten nun umgekehrt beide Augen zwei an sich matte, aber verschieden helle Eindrücke, so schliesst das Bewusstsein auf eine regelmässig reflectirende, also beide Augen verschieden beleuchtende, mithin glänzende Fläche (Helmholtz). Die beiden stereoscopischen Bilder einer glatten Kugel, welche den Lichtreflex an verschiedenen Stellen zeigen, geben aus demselben Grunde den Eindruck einer glänzenden Kugel. — Nicht so leicht ist die Erklärung des Farbenglanzes; die einfachste scheint folgende: Ausser durch einfache regelmässige Reflexion können noch gewisse Arten von Glanz entstehen durch Reflexion von mehreren dicht hintereinander befindlichen Flächen, auch wenn diese an sich matt sind. So beruht z. B. der Metallglanz darauf, dass das ein wenig durchsichtige Metall nicht bloss von seiner Oberfläche, sondern auch aus tieferen Schichten Licht reflectirt (Brücke). Da nun für zwei verschiedene Farben von gleicher Entfernung eine etwas verschiedene accommodative Einstellung nothwendig ist (p. 388), so erscheint (s. unten) die eine Farbe etwas hinter der andern liegend, und so entsteht der Glanz (Dove). Da glänzende Flächen bei dem beständigen Wechsel der Augenstellungen immer andere Reflexe zeigen, so könnte auch ein fortwährend wechselnder Lichteindruck den Eindruck des Glanzes geben, und der Farbenglanz also sich aus dem Wett-

streit der Sehfelder erklären (p. 419). Indess zeigt sich der binoculare Glanz auch bei Momentanbeleuchtung (Helmholtz).

VI. Das Augenmaass.

1. Die Schätzung der Entfernung und Grösse.

Das uniocular gesehene Object kann in jeder beliebigen Entfernung und entsprechender Grösse erscheinen, da die Grösse des Netzhautbildes oder Sehwinkels nur über das Verhältniss zwischen Entfernung und Grösse, nicht aber über deren absolute Werthe Aufschluss giebt. Wir schätzen gewöhnlich die Entfernung bekannter Objecte nach deren scheinbarer Grösse, und auch auf die Grösse unbekannter Objecte ziehen wir Schlüsse, wenn uns die Entfernung bekannt ist, oder wir für sie andere Anhaltspuncte haben. Indirecte Entfernungsschätzungen finden ferner statt aus den relativen Verschiebungen der Gegenstände bei Bewegung des Kopfes, ferner aus der in der Entfernung abnehmenden Lichtstärke.

Directe und nicht mit Ueberlegung verbundene Schätzung der Entfernung unbekannter Objecte kann mittels des Bewusstseins der Accommodationsanstrengung stattfinden, jedoch nur für ziemlich nahe Objecte, da schon bei mässiger Entfernung die Accommodationseinstellungen kaum noch variiren. So erscheint ein Nachbild im Dunkeln, wo dasselbe nicht auf eine Fläche projicirt wird (im letzteren Fall ändert es seine scheinbare Grösse mit der Distanz der Projectionsfläche), um so näher und kleiner, je stärker accommodirt wird; ferner erscheinen in einer roth und blau gemusterten Fläche die rothen Felder etwas näher (Brücke, vgl. p. 388); endlich erscheinen nach Atropineinträufelung die Objecte kleiner (Micropsie, Donders, Förster), weil grössere Anstrengung des Accommodationsapparates nöthig ist; merkwürdigerweise aber zugleich entfernter, und nicht näher, weil das Bewusstsein der wirklichen Grösse nun wieder logisch grössere Entfernung verlangt (Aubert).

Beim binocularen Sehen kommt noch das Bewusstsein des Convergenzgrades der Sehaxen als wesentliches Hülfsmittel hinzu (vgl. p. 334), wie namentlich das sog. Tapetenphänomen (H. Meyer) beweist: Blickt man auf ein regelmässig gemustertes Feld (Tapete, Stuhlgeflecht), lässt aber die Sehaxen vor oder hinter demselben sich schneiden, so entstehen Doppelbilder, welche aber wegen Deckung gleichartiger Theile wie ein einfaches Bild erscheinen. Letzteres aber hat seine scheinbare Lage in der Entfernung des Fixationspunctes,

uud das Muster erscheint daher zu nah und zu klein, resp. zu entfernt und zu gross.

2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene.

Die Schätzung von Längen geschieht im Allgemeinen durch Vergleichung mit bekannten Längen, und um so sicherer, je unmittelbarer die Vergleichung stattfinden kann. Zwei nach einander betrachtete Längen müssen, um als verschieden erkannt zu werden, einen ihrer absoluten Länge etwa proportionalen Unterschied haben, also entsprechend dem p. 327 erwähnten Gesetze für Intensitätsdifferenzen; die Unterschiedsempfindlichkeit beträgt etwa 1 pCt. (E. H. Weber). Ganz anders ist es natürlich, wenn die zu vergleichenden Linien unmittelbar und parallel neben einander liegen, wobei zur Wahrnehmung des Unterschiedes gar keine Längenschätzung nöthig ist. Distanzen, in welchen sich keine Objecte befinden, erscheinen kürzer als gleiche Distanzen, die mit Objecten erfüllt sind, z. B. erscheint in Fig. 84 die Distanz *ab* grösser als *bc*, obwohl beide genau gleich gross sind; ebenso erscheinen die Quadrate der Fig. 85 in der zu den Linien senkrechten Richtung aus gleichem Grunde verlängert, d. h. das erste höher als breit, das zweite breiter als hoch (Helmholtz). Der Grund dieser Erscheinung kann nur in psychologischen Motiven gesucht werden. Sie ist vielleicht auch die Ursache, warum uns das Himmelsgewölbe nicht halbkugelig, sondern uhrglasförmig erscheint, womit zusammenhängt, dass Sonne und Mond nahe dem Horizont grösser erscheinen als im Zenith.

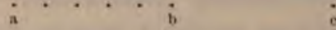
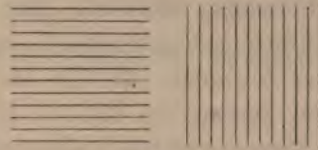


Fig. 84.


Fig. 85.

Eine sehr auffallende und noch nicht erklärte Erscheinung ist die, dass im Allgemeinen stumpfe Winkel zu klein und spitze zu gross erscheinen (Hering). Lässt man eine sehr dicke grade Linie durch eine feine Linie schief kreuzen, so erscheinen die beiden Stücke der letzteren nicht als gegenseitige Fortsetzung, sondern parallel gegen einander verschoben, durch die scheinbare Vergrösserung der spitzen Winkel. Wird eine Linie durch sehr viele parallele Linien schief gekreuzt, so erscheint sie selber in angegebener Richtung verlagert. Hierauf beruht die höchst auffallende in Fig. 86 dargestellte Täuschung (nach Zöllner und Hering); die sehr stark convergent erscheinenden schrägen Linien sind in Wirklichkeit genau parallel.


Fig. 86.

Hier mag auch noch erwähnt werden, dass im indirecten Sehen grade Linien häufig gekrümmt, und

krumme Linien unter Umständen grade erscheinen. Vergrössert man die Zeichnung Fig. 68 (p. 415), etwa auf das 15fache, und fixirt den Mittelpunct aus der in gleichem Massstabe vergrösserten Entfernung *A B*, so erscheinen die hyperbolischen Curven als grade Linien; die Erklärung, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann, basirt auf dem Listing'schen Gesetze (Helmholtz).

VII. Die Schutzorgane des Auges.

1. Das in der knöchernen Augenhöhle fast allseitig geschützte Auge kann auch nach vorn durch den Schluss der knorpligen Augendeckel (Augenlider) vollkommen abgesperrt werden. Der Schluss geschieht durch die Contraction des M. orbicularis palpebrarum (abhängig vom Facialis), beim oberen Augenlid auch durch die Schwere. Die Oeffnung geschieht beim unteren durch die Schwere, beim oberen durch den Levator palpebrae superioris (abhängig vom Oculomotorius), ausserdem bei beiden durch glatte, vom Sympathicus abhängige Retractoren (H. Müller, Sappey). Schluss und Oeffnung wechseln häufig ab (Lidschlag, Blinzeln). Der Schluss erfolgt willkürlich, ferner unwillkürlich und automatisch, im Schlafe, und reflectorisch auf Berührung des Augapfels oder der als Tasthaare dienenden Augenwimpern, oder auf Reizung des Opticus durch intensives Licht. Die Verengerung der Lidspalte und die Beschattung derselben durch die Augenwimpern unterstützt bei intensivem Licht die schützende Wirkung der Pupillenverengerung.

Die Müller'schen Retractoren liegen an der Rückseite der Augenlider, senkrecht zur Lidspalte. Ein anderer glatter Muskel überbrückt die Fissura orbitalis inferior, und verengt durch seine Contraction etwas den Raum der Orbita, so dass der Bulbus etwas hervortritt. Beide Muskeln sind tonisch contrahirt. Bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse wird die Lidspalte enger und der Augapfel sinkt etwas zurück (H. Müller).

2. Die vordere Augenfläche wird beständig von der Thränenflüssigkeit (p. 122) bespült, und dadurch rein erhalten und vor Eintrocknung geschützt. Die Thränen gelangen durch die feinen Ausführungsgänge der Drüse in den oberen äusseren Theil des Conjunctivalsackes, welcher nur ein capillares Lumen hat, und in welchem sich daher die Thränen durch Capillarität bis zum inneren Augenwinkel verbreiten. Diese Bewegung wird durch den Lidschlag unterstützt, da beim Schlusse der Lider zugleich ein Fortrücken derselben gegen den inneren Winkel, den Ansatzpunct des Orbicularis palpebrarum, stattfindet. Das Ueberfliessen der Thränen über den freien Rand der Lider wird, wenn die Secretion nicht übermässig stark ist, wie beim Weinen, durch das

fettige Secret der Meibom'schen Drüsen (p. 119) verhindert. Im inneren Augenwinkel sammeln sich die Thränen in dem sog. Thränensee, in welchen die beiden capillaren, steifen Thränenröhrchen mit ihren Mündungen, den Thränenpuncten, eintauchen. Der Thränensack, in welchen die Thränenröhrchen führen, und dessen Fortsetzung, der Thränencanal, gegen den unteren Nasengang durch eine nach unten sich öffnende Klappe verschlossen ist, erweitert sich beim Schliessen der Augenlider, weil seine hintere Wand mit dem Knochen, seine vordere aber mit dem Lig. palpebrale internum, welches sich beim Lidschluss anspannt, verwachsen ist; hierdurch saugt er die Thränen aus dem Thränensee ein, und diese gelangen in die Nasenhöhle; dasselbe bewirkt die Contraction des sog. Horner'schen Muskels, welcher ebenfalls den Thränensack erweitert.

Der Lidschluss könnte auch bei vollkommenem Schluss der Lidspalte die Thränen in den Sack hineinpressen. Dies wird in der That von Einigen (Ross, Stellwag v. Carion, Demtschenko) behauptet. Die Experimente mit gefärbten Flüssigkeiten, welche zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, haben nicht übereinstimmende Resultate gegeben (Stellwag, Arlt).

3. Den Augenbrauen wird der Schutz des Auges vor herabfliessendem Stirnschweiss zugeschrieben.

Vierter Abschnitt.

Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus.

Dreizehntes Capitel.

Die Zeugung.

1. Die Fortpflanzung im Allgemeinen und die Fruchtbarkeit.

Man nahm früher an, dass Thiere, selbst so hoch organisirte wie Insecten, aus ungeformtem Material sich entwickeln können, und nannte dies Urzeugung (Generatio spontanea). Fast alle Stützen dieser Ansicht sind hinweggeräumt; fast überall ist es gelungen, die früher übersehenen Eier oder sonstigen Keime, aus denen die Brut hervorgegangen war, nachzuweisen. Auch die Entstehung von Eingeweidewürmern in geschlossenen Körperhöhlen (Gehirn, Auge) wurde verständlich, als man erkannte, dass Embryonen in diese Organe einwandern können. Dass Aufgüsse organischer Substanzen sich mit niederen Organismen erfüllen, erwies sich ebenfalls von dem Zutritt von Keimen abhängig, welche überall die Atmosphäre erfüllen, und die bis in die neueste Zeit sich erstreckenden Behauptungen, dass auch nach Zerstörung aller Keime, und Verhinderung des Zutritts neuer, Aufgüsse sich beleben können, sind theils unbestätigt geblieben, theils lassen sie den Einwand zu, dass selbst Siedehitze nicht unfehlbar alles Organisirte zerstört (vgl. p. 180). So ist es denn zum mindesten nicht bewiesen und nicht wahrscheinlich, dass ein lebendes Wesen anders entstehen könne, als aus schon bestehenden lebenden Wesen; ja dieser Satz kann auf jeden organisirten Formbestandtheil aus-

gedehnt werden, da Zellbildung auf keinem anderen Wege als aus schon bestehenden Zellen beobachtet ist.

Die erzeugten Organismen sind den erzeugenden innerhalb gewisser Schwankungsbreiten bis in die speciellsten Eigenschaften gleich, oder erreichen doch schliesslich diese Gleichheit nach gewissen gesetzmässigen Umwandlungen.

Dass in der Urzeit Urzeugung stattgefunden habe, unter Bedingungen, welche nicht mehr existiren, wird wegen des ursprünglich feurigflüssigen Zustandes der Erde angenommen, obwohl mit Recht die Möglichkeit betont wird, dass die ersten Keime durch Meteorsteine auf die Erde gelangt seien.

Der Annahme, dass alle jetzt bestehenden organisirten Formen einmal durch Urzeugung entstanden seien, steht die schon in der Einleitung berührte gegenüber, dass eine Descendenz immer complicirterer Formen aus einfacheren, und vielleicht aus einer einzigen einfachsten Urform stattgefunden habe. Das Princip dieser Descendenz wird in der natürlichen Züchtung gesucht (Darwin). Der Züchter benutzt die Erblichkeit und Variabilität der Form, indem er von jeder Generation die der gewünschten Eigenschaft am nächsten stehenden Thiere (oder Pflanzen) absondert und zur Fortpflanzung zulässt, wodurch der Schwankungsmittelpunct (p. 7) sich mit jeder Generation mehr in der Richtung zum gewünschten Ziele verschiebt. Bei der natürlichen Züchtung tritt an die Stelle der bewussten Ziele die grössere Zweckmässigkeit für die bestehenden Verhältnisse, wobei die unbedeutendsten Vortheile für die Beschaffung der Nahrung, die Bekämpfung der Feinde, die Flucht oder Verbergung vor Verfolgern, die Anlockung des anderen Geschlechts zur Begattung u. dgl., zur Geltung kommen; und an die Stelle der künstlichen Absonderung tritt der Kampf um das Dasein, da die Lebensbedingungen nicht für soviel Individuen hinreichen, wie aus der ungeheuren Vermehrung hervorgehen, so dass die am meisten den Verhältnissen angepassten den Sieg davontragen.

Die Bedingungen zur Fortpflanzung treten in allen Organismen erst auf einer gewissen Stufe ihrer Entwicklung ein, meist erst, wenn das Grössenwachsthum vollendet ist, so dass der bis dahin zur Vergrösserung verwandte Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben von da ab zur Production der Keimstoffe oder selbst (bei Lebendiggebärenden) zur Ernährung des sich entwickelnden Eies verwandt wird. Bei den geschlechtlich zeugenden Thieren tritt erst um diese Zeit (Zeit der Reife, Pubertät) die vollständige Entwicklung der keimbereitenden Organe (Eierstock, Hoden) ein. Die Fortpflanzung geschieht von hier ab längere Zeit hindurch, oft bis zum Tode, meist in regelmässigen Intervallen. Sehr verschieden in der Thierreihe ist die Zahl der von einem Individuum oder einem Paare gelieferten Nachkommenschaft, — die Fruchtbarkeit. Man kann bei der quantitativen Bestimmung derselben von zwei Gesichtspuncten ausgehen. Betrachtet man die Fortpflanzung als Function des Mutterorganismus im Zusammenhang

mit den übrigen, also als Ausgabe im Verhältniss zu den übrigen Ausgaben und den Einnahmen des Stoffwechsels, so kommt es darauf an, das Verhältniss zwischen dem Gewichte des Thieres und dem Gewichte des von ihm gelieferten Zeugungsmaterials in dem Zustande, in welchem es den Körper verlässt (also Eier bei eigebärenden, Jungen bei lebendiggebärenden, Samen bei männlichen Thieren), festzustellen. Solche Bestimmungen (Leuckart) zeigen eine enorme Verschiedenheit der Zeugungsausgaben; so beträgt z. B. die jährliche Zeugungsausgabe des weiblichen Organismus beim Menschen etwa $^1/_{14}$, beim Schwein $^1/_2$, bei der Maus fast das 3fache, beim Huhn das 5fache, bei der Bienenkönigin das 110fache des Körpergewichts. Betrachtet man dagegen die Zeugung in ihrer Beziehung zur Erhaltung der Thierart, so muss man statt der Gewichtsvergleichung die Zahl der wirklich entstehenden Nachkommenschaft bestimmen. Die Bestimmungen der ersten Art sind hierfür nicht zu verwenden, weil einmal dasselbe Gewicht an Zeugungsmaterial eine äusserst verschiedene Anzahl von Individuenanlagen bei verschiedenen Thierarten repräsentirt, und weil zweitens für die Befruchtung und Entwicklung eine grosse Anzahl von Umständen zusammentreffen muss, die nur verhältnissmässig selten vorhanden sind, so dass im Allgemeinen nur ein kleiner Bruchtheil des Zeugungsmaterials wirklich seine Bestimmung erfüllt. Die Anzahl der Nachkommenschaft lässt sich aber nur in den wenigsten Fällen direct bestimmen; da man indess annehmen darf, dass das Resultat der Fortpflanzung die Erhaltung der Thierart in einer annähernd constanten Individuenzahl ist, so folgt daraus, dass die Anzahl der Nachkommenschaft in bestimmtem Verhältnisse zur mittleren Lebensdauer der Thierart steht. Bezeichnet man letztere in Jahren mit n, die constante Individuenzahl mit a, so werden innerhalb eines Jahres a/n neue Individuen entstehen. Auf jedes einzelne Individuum kommen also jährlich im Durchschnitt 1/n Junge. Wieviel von dieser Production auf jedes zeugende Individuum kommt, hängt hauptsächlich ab: 1. davon, ob geschlechtlich, d. h. durch Concurrenz von zweien erzeugt wird, 2. von der Zahl der Zeugenden im Verhältniss zur Gesammtzahl, also von der Dauer des Zeugungsstadiums im Verhältniss zur Lebensdauer. Die Anzahl der producirten Keime wird nun die hieraus sich ergebenden Zahlen um so mehr im Allgemeinen übertreffen, je seltener die Bedingungen zur Befruchtung oder Entwicklung verwirklicht werden.

2. Die Formen der Zeugung.

Die Grundformen der Zeugung sind folgende:

1. Spaltung des bestehenden Organismus in mehrere gleichwerthige Stücke, welche selbstständig, vereinigt oder getrennt, weiter leben und zur Grösse des alten anwachsen, — Zeugung durch Theilung. Hieran schliesst sich das gesonderte Fortleben der Stücke künstlich getheilter Thiere, welches bei niederen Formen vielfach beobachtet ist.

2. Abspaltung eines Bestandtheils des alten Organismus, welcher vereinigt mit jenem oder getrennt von ihm sich selbstständig entwickelt, während der erstere weiter besteht. Ist der sich abspaltende Theil ein wesentlicher, mehrzelliger Bestandtheil des alten, der eine Zeit lang oder für immer mit ihm vereinigt bleibt, so nennt man den Vorgang Zeugung durch Knospenbildung. Ist der sich abspaltende Theil jedoch nur eine einzige Zelle, welche ohne organische Verbindung mit dem Mutterorganismus sich entwickelt, so entsteht eine Zeugung durch Eibildung und die sich entwickelnde Zelle heisst Keimzelle oder Ei.

Die Zeugung durch Theilung und durch Knospung kommt nur bei niederen Thierformen vor; dagegen ist die Zeugung durch Eibildung in der ganzen übrigen Thierreihe bis zum Menschen, und auch bei vielen niederen Thieren neben den erstgenannten Zeugungsformen, vorhanden.

Die Eizelle ist das Product eines besonderen Organs, des Eierstocks. Nur bei wenigen Thieren geht die Entwicklung des Eies ohne Weiteres bis zum Ende vor sich (Parthenogenesis). Die Regel ist, dass zur Entwicklung überhaupt, oder wenigstens über eine gewisse niedere Grenze hinaus, der Zutritt eines besonderen Elementes zum Ei erforderlich ist. Dies Element ist der Samen, das Product eines anderen Organs, des Hodens. Eierstock und Hoden sind entweder (bei den höheren Thierformen) auf verschiedene Individuen vertheilt, und dann heisst das eierstocktragende weiblich, das hodentragende männlich, — oder sie sind beide in einem einzigen Individuum vorhanden, welches dann hermaphroditisch genannt wird (bei vielen niederen Thierformen). Der Zutritt des Samens zum Ei heisst Befruchtung und die Zeugung durch zu befruchtende Eier geschlechtliche Zeugung. Die Zeugung durch Theilung, Knospung oder unbefruchtete Eier (Parthenogenesis) heisst im Gegensatze dazu ungeschlechtliche Zeugung.

Unzweifelhaft ist eine Parthenogenesis bis jetzt nur bei wenigen Arten festgestellt; sie kommt hier überall nur neben geschlechtlicher Zeugung vor, und liefert stets nur Individuen eines einzigen Geschlechtes (z. B. bei den Bienen und bei Polistes [einer Wespenart] männliche, bei den Psychiden weibliche). Das bekannteste Beispiel, das der Bienen, möge hier etwas nähere Betrachtung finden: Im Bienenstocke finden sich drei Arten von Individuen: Männchen (Drohnen), zeugungsunfähige Weibchen (Arbeiter) und ein zeugungsfähiges Weibchen (die Königin). Die Königin wird einmal im Jahre bei dem sog. Hochzeitsfluge von einem der sie umschwärmenden Männchen befruchtet und kehrt mit gefülltem Receptaculum seminis zurück. Sie ist jetzt im Stande beim Legen die Eier zu befruchten oder unbefruchtet zu lassen; beides geschieht und zwar je nach der Zelle, in welche das Ei gelegt wird; in die Drohnenzellen gelangen unbefruchtete, in die Arbeiterzellen befruchtete Eier. Der Zutritt oder Nichtzutritt des Samens hängt entweder vom Willen (Instinct) der Königin oder von den mechanischen Verhältnissen der Zelle, in welche sie den Hinterleib eindrängt, ab. Ob die befruchteten Eier sich zum verkümmerten Weibchen (Arbeiter), oder zum ausgebildeten Weibchen (Königin) entwickeln, ist von der Fütterung der Larve durch die Arbeiter, vielleicht auch von der Form und Grösse der Zelle abhängig.

Ein Rudiment parthenogenetischer Entwicklung liegt bei vielen Thieren darin, dass unbefruchtete Eier die Anfänge der Entwicklung (erste Stadien der Furchung) durchmachen, dann aber stehen bleiben; dies ist z. B. beobachtet beim Schwein (Bischoff), beim Kaninchen (Hensen), beim Huhn (Oellacher), bei Salpen (Kupffer).

3. Das Ei und seine Lösung.

Das Ei (Ovum, Ovulum) stellt in seiner einfachsten Gestalt eine kugelige Zelle dar, deren meist lecithinhaltiges körniges Protoplasma Dotter (Vitellus) oder Hauptdotter genannt wird; ausser ihm besitzen viele Eier einen (secundär eingelagerten, s. unten) Nebendotter, der mitunter aus eingewanderten Zellen besteht. Der blasenförmige Kern der Eizelle heisst Keimbläschen (Vesicula germinativa) und das Kernkörperchen Keimfleck (Macula germinativa). Das Protoplasma des Eies ist in eine Hülle eingeschlossen, die Eihaut (Zona, Chorion). Diese Hülle ist in der einfachsten Form eine structurlose, ziemlich dicke Membran, so dass sie im optischen Querschnitt als heller Ring erscheint (Zona pellucida der Säugethiere und des Menschen). Bei den meisten Eiern ist sie von zahllosen Porencanälchen durchbohrt, bei einigen mit zottigen Auswüchsen besetzt, die mannigfachsten Formen endlich finden sich bei wirbellosen Thieren. Ueber die Eier der Vögel s. unten. Bei vielen Thieren besitzt die Hülle eine grössere, für die Befruchtung wesentliche Oeffnung, die Micropyle (Keber); namentlich bei zahlreichen Wirbellosen und bei Fischen, vielleicht auch bei höheren Wirbelthieren.

Beim Menschen hat das reife Ei einen Durchmesser von 0,18 bis 0,2 mm. Eine Micropyle ist in der structurlosen Zona nicht nachweisbar.

Innerhalb des Eierstocks liegen die Eier bei den Säugethieren und beim Menschen in den Graaf'schen Follikeln, kugligen Blasen, die in den kleinsten Exemplaren bei der erwachsenen Frau etwa 0,03, im reifen Zustande dagegen 10—15 mm. Durchmesser haben; sie sind in das Stroma des Ovariums eingebettet. Ihre Hülle besteht in einer gefässhaltigen bindegewebigen, geschichteten Kapsel, welche innen von einem mehrschichtigen Endothel (Membrana granulosa, s. germinativa) ausgekleidet ist. Letzteres ist an einer Stelle zu einem Zellenhaufen (Cumulus s. Discus proligerus) gewuchert, in welchen das Ovulum eingebettet ist. Der Hohlraum des Follikels ist von einer gelblichen, eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt. Ueber die Entwicklung der Eier und Follikel s. das 14. Capitel.

Bei manchen Eiern nimmt der eigentliche Hauptdotter mit dem Keimbläschen nur einen sehr kleinen Theil des Eies ein; beim Vogelei bildet er den sog. Hahnentritt, auch Keimscheibe, Narbe (Cicatricula), Blastoderm genannt. Der Rest des Gelben vom Vogelei besteht aus dem gelben und weissen Nebendotter, beide concentrisch abwechselnde Schichten um die Keimscheibe bildend; die gelben Schichten sind viel mächtiger als die weissen, doch ist der innerste Kern (Keimhöhle) weisser Dotter. Das Gelbe entspricht dem ganzen Follikelinhalt (His), dessen Granulosazellen in das Ei vollständig eingewandert sind, so dass also dennoch die äussere Dotterhülle der Zona entspricht. Auch bei Säugethieren wandert ein, aber stets kleiner Theil der Granulosazellen als Nebendotter in das Ei selbst ein. — Das Weisse und die Schalen des Vogeleis sind accessorische Umhüllungen, die auf dem Wege durch die Tuben hinzukommen (von der peristaltischen Ausstossung wird die spiralige Windung der Hagelschnüre oder Chalazen im Weissen abgeleitet). Auch das Kaninchenei erhält in der Tuba eine Eiweissumhüllung.

Der Dotter des Vogeleis ist wegen seiner Grösse am meisten geeignet, über die chemische Zusammensetzung des Eies Aufschluss zu geben, jedoch sind die Ergebnisse nicht ohne Weiteres auf die Eier der Säugethiere übertragbar. Er enthält ausser Wasser und Salzen (besonders Kalisalzen) die Bestandtheile des Protoplasma, d. h. Eiweissstoffe verschiedener Art, namentlich auch Vitellin, ferner Fette, Cholesterin, Lecithin, Nuclein, einen gelben, dem Hämatoidin nahestehenden Farbstoff, Glycogen, Zucker etc. Die krystallartigen Dotterplättchen der Fische und Amphibien enthalten Vitellin und Lecithin, angeblich auch andere P-haltige Körper (vgl. p. 32).

Die Lösung der reifen Eier aus ihrer Bildungsstätte im Ovarium findet zu gewissen Zeiten, den Brunstzeiten, statt, welche periodisch ein- oder mehrmals jährlich eintreten; die Menge der gleichzeitig entleerten Eier schwankt von 1 (Mensch) bis zu vielen Tausenden. Nur zur Brunstzeit ist im Allgemeinen eine fruchtbare Begattung möglich.

Beim menschlichen Weibe heisst die regelmässige periodische Eilösung und der sie begleitende Erscheinungscomplex Menstruation (Periode, Regel, monatliche Reinigung). Die ersten Menstruationen stellen sich in der gemässigten Zone im 14. bis 16. Lebensjahre ein; als mittlere Zeit wird $14^1/_3$ Jahre angegeben, für die heisse Zone dagegen 13, für die kalte $15^5/_6$ Jahre. Ueppige Lebensweise beschleunigt, karge Nahrung und harte Arbeit verzögert den Eintritt; ausserdem hat die Race Einfluss. Zugleich entwickeln sich die Brustdrüsen, die Behaarung der Schamgegend und der Achselhöhle, das Fettpolster unter der Haut nimmt zu, die Genitalien erreichen ihre vollständige Entwicklung; all dies bezeichnet man als den Eintritt der Mannbarkeit oder Pubertät. Zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre hören die Menstruationen und in Folge dessen die Zeugungsfähigkeit auf (Involution).

Die Lösung des Eies bei Brunst oder Menstruation wird durch die Reifung seines Follikels eingeleitet, d. h. dessen Grösse und Wandspannung nimmt durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so bedeutend zu, dass er platzt; da der reifende Follikel jedesmal sich der Oberfläche des Ovariums nähert, und vor dem Bersten unmittelbar unter der Bindegewebshülle desselben liegt, so gelangt der ausfliessende Inhalt sammt dem in die Zellen des Cumulus proligerus gehüllten Ei unmittelbar in die Bauchhöhle. Dadurch aber, dass sich vor dem Bersten die ausgefranzte Mündung der Tuba an die Ovarialfläche so anlegt, dass sie kelchartig die Stelle des Follikels umfasst, gelangt das Ei (mit seltenen Ausnahmen, die dann zur Bauchschwangerschaft führen können) in den Canal der Tuba, und wird durch dessen nach aussen gerichtete Flimmerbewegung in den Uterus getrieben; diese Wanderung scheint, nach Erfahrungen an Thieren, mindestens 3 Tage in Anspruch zu nehmen. Das gelöste Ei geht im Uterus, falls es nicht befruchtet wird, auf unbekannte Weise zu Grunde.

Die geplatzte und entleerte Follikelwand, welche meist einen bei der Zerreissung hineingelangten Bluttropfen einschliesst, verändert sich (zum Theil schon vor der Berstung) in eigenthümlicher Weise. Die Zellen der Membrana germinativa wuchern zuerst und füllen sich mit einem gelben Fette an, während die Kapsel selbst immer weniger von dem Stroma des Ovarium zu unterscheiden ist. So entsteht der sog. gelbe Körper (Corpus luteum), welcher wiederum immer mehr in das Innere des Ovariums hineinrückt. Nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hat (meist schon vor dem Eintritt der nächsten Menstruation;

denn man findet meist nur Einen gelben Körper im Ovarium), schrumpft er zu einer bald unkenntlichen, zuweilen Pigmentkrystalle (Hämatoidin, von dem Bluttropfen herrührend) enthaltenden Narbe zusammen. Auch an der Rissstelle der Ovarialhülle bleibt eine Narbe zurück, so dass die ursprünglich glatte Oberfläche mehr und mehr uneben wird.

Die Uterinschleimhaut ist während der Menstruation Sitz einer capillären Blutung (vielleicht nur Diapedesis, p. 59). Das entleerte Blut (im Ganzen etwa 100—200 grm.) ist mit Uterinschleim, besonders mit Epithelzellen und mit Schleimkörperchen vermengt; wahrscheinlich rührt daher seine grössere Alkalescenz und seine Unfähigkeit zu gerinnen. Mit der Menstruation ist häufig allgemeines Unwohlsein verbunden.

Die Menstruation tritt in einer meist 28tägigen Periodik auf; der Blutausfluss dauert 2—3 Tage und geht der Eilösung voraus, denn man findet bei während der Blutung verstorbenen Frauen einen reifen, aber noch nicht geplatzten Follikel. Die Eilösung (1844 von Bischoff nachgewiesen) ist das Wesentliche der Menstruation, die Blutung kann fehlen. Während der Schwangerschaft und der nachfolgenden Lactation sind die Menstruationen unterbrochen. Der von der letzten Eilösung herrührende gelbe Körper wird viel langsamer und zu einer viel bedeutenderen Grösse als sonst (bis zu $^1/_3$ des Eierstocksvolums) entwickelt, so dass man vor der Erkenntniss der periodischen Eilösung diesen als Corpus luteum verum und den gewöhnlichen als C. l. spurium bezeichnete.

Die Vorgänge bei der Menstruation sind noch in vieler Beziehung dunkel; namentlich ist die Ursache der periodischen Follikelreifung, ihr Zusammenhang mit der Uterinblutung, der eigenthümliche Weg der Follikel im Ovarium vor und nach der Berstung, besonders aber die Anlegung des Tubenendes noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Entdeckung von eigenthümlich gelagerten glatten Muskelfasern in der den Uterus, die Tuben und die Ovarien tragenden Peritonealfalte (Rouget) scheint die Erklärung für die Mehrzahl dieser Erscheinungen anzudeuten. Es sollen dieselben erstens die Anlegung der Tubenmündung an das Ovarium (bei manchen Thieren findet diese nicht Statt, sondern statt dessen besitzt das Peritoneum zwischen beiden eine Flimmerstrasse, z. B. beim Frosch, Thiry), und zweitens durch Compression der Venenstämme eine Blutstauung in den Geschlechtsorganen bewirken; die Folge derselben soll eine Art Erection in den den Corpora cavernosa des Penis ähnlich gebauten Gefässen sein, welche im Uterus zur Hämorrhagie, im Ovarium aber zur Vermehrung des Inhalts eines Follikels durch Transsudation und schliesslich zum Bersten desselben führt. Jedoch ist die Betheiligung rein morphologischer Processe, namentlich für die Follikelreifung, sehr wahrscheinlich; die Wucherung und Entartung der Granulosazellen, welche sich im gelben Körper vollendet, beginnt nämlich schon vor dem Bersten des

Follikels. Von den zahlreichen Follikeln des Ovarium kommt übrigens nur ein sehr kleiner Theil zum Bersten. Die übrigen machen, nachdem sie gereift sind (was schon beim Kinde vorkommt), einen Rückbildungsprocess ohne Eilösung durch (Slavjansky). Auch die Uterinblutung ist mit complicirteren morphologischen Processen verbunden; die Schleimhaut wuchert vorher in ihren oberflächlichen Schichten, und bildet eine Art Decidua, wie bei der Schwangerschaft, welche jedoch wieder zerfällt; zuweilen wird sie im Zusammenhange ausgestossen. Bei den Thieren mit präformirten Placentarstellen (vgl. Cap. XIV.) findet die Blutung nur aus diesen Statt. Offenbar haben die Vorgänge in der Uterinschleimhaut die Bedeutung einer Vorbereitung für die Aufnahme des Eies im Befruchtungsfalle.

Die Brunst der Thiere ist der menschlichen Menstruation völlig analog und besitzt eine ähnliche, je nach der Thierart 14—40tägige Periodik. Jedoch erstrecken sich die Brunsten bei den wild lebenden Thieren meist nur über gewisse Jahreszeiten und sind in dieser Hinsicht sehr von Klima, Nahrungsüberfluss u. dgl. abhängig.

4. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung.

Der menschliche Samen, in dem Zustande, in welchem er entleert wird, ist eine sehr zähe, klebrige, weissliche, alkalische Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruche, welche an der Luft dünnflüssiger wird. Sie ist ein Gemisch aus den Secreten der in die ausführenden Wege mündenden Drüsen mit dem ursprünglichen Hodensecret, welches alkalisch oder neutral und geruchlos ist und leichter eintrocknet. Das wesentliche Element des Samens sind die etwa 0,05 mm. langen Samenkörperchen (Zoospermien, Spermatozoen) mit mandelförmigem Körper oder Kopf, einem schmalen Mittelstück und einem nach dem Ende zu immer feiner werdenden Schwanze. Die Bewegungen derselben sind pendelnde oder wellenförmige Schwingungen des Schwanzes, durch welche das Samenkörperchen mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,05—0,15 mm. in der Secunde in grader Richtung (unter Rotation um seine Axe, Eimer) vorwärts getrieben wird, bis ein Widerstand die Richtung ändert. Die Bewegung ist am schnellsten im eben entleerten Samen, sehr langsam oder auch ganz fehlend im Samen des Hodens. Ihr Bestand nach der Entleerung hängt von sehr vielen Umständen ab; im Allgemeinen von ähnlichen wie die Flimmerbewegung (p. 219). Am längsten erhält sie sich in Flüssigkeiten, deren Concentration der des Samens gleich ist oder nahe steht, namentlich lebhaft in den Secreten der Samenausführungswege (Prostatasaft, Cowper-sches Secret, etc.), auch in denen der weiblichen Genitalien; in sehr verdünnten Flüssigkeiten hört sie bald auf, in Wasser, Speichel sogleich. Die Ursache der Bewegung ist gänzlich unbekannt; die Einen

halten den Kopf für das active Bewegungsorgan (Grohe), die Andern den Schwanz (Schweigger-Seidel, v. la Valette St. George).

Die Samenkörperchen der Thiere haben grösstentheils ähnliche Gestalt, wie die menschlichen; jedoch ist der Kopf bei den meisten Thierclassen stabförmig, zuweilen wellig oder korkzieherartig gekrümmt. Bei manchen Wirbellosen kommen Formen ohne Wimperfaden vor, mit amöboider Bewegung oder ganz bewegungslos.

Die Bildung des Samens geschieht in den Hoden so, dass gewisse Zellen der Hodencanälchen die Samenfäden liefern. Die Details der Bildung sind selbst für die Thiere durchaus streitig, und für den Menschen gänzlich unbekannt. Es scheint, dass nur eine bestimmte Categorie der Hodencanalzellen die Bildungszellen der Samenkörperchen (Spermatoblasten) sind, und zwar entstehen nach den Meisten die Köpfe in Gestalt neu auftretender Kerne, die Schwänze durch Auswachsen des Zellprotoplasma, welches auch am Kopfe und Halse vergängliche Anhänge bildet. Die Flüssigkeit des Samens entsteht durch unbekannte Secretionsvorgänge der Hodencanälchen; möglicherweise gehen die specifischen Bestandtheile aus denselben Zellen, welche die Samenfäden liefern, hervor. Die Samenfäden der Hodencanälchen zeigen keine oder nur schwache Bewegungen. Die Samenbildung geschieht wie es scheint continuirlich, und wird durch häufige Entleerungen vermehrt. Ueber die secretorischen Nerven ist Nichts bekannt.

Der gebildete Samen sammelt sich in den schwammigen Räumen des Corpus Highmori, in den mit Flimmerepithel versehenen Vasa efferentia des Nebenhodenkopfes und in dem langen Vas deferens an. Die Samenblasen, welche manchen Thieren fehlen, enthalten meist keinen Samenvorrath, und sind nicht als Reservoirs, sondern, vermöge ihrer starken Oberflächenvergrösserung durch Zotten und Falten, Secretionsorgane, ebenso das Ende des Vas deferens selbst. Die Secrete dieser Organe, sowie diejenigen der Prostata und der Cowper'schen Drüsen, mischen sich dem Samen bei der Entleerung bei und scheinen die Hauptmasse des ejaculirten Samens auszumachen, besonders aber bei rascher Folge der Entleerungen, in welchem Falle der Samen wässriger und an Samenkörperchen ärmer wird.

Ueber die Chemie des Samens ist wenig Sicheres bekannt, am besten untersucht ist der Lachssamen; der untersuchte Samen höherer Thiere und des Menschen war mit den eben genannten Nebensecreten gemischt. Der Samen enthält Eiweissstoffe, Nuclein, Lecithin, Cholesterin, Fett, und beim Lachse eine noch wenig bekannte N-haltige Substanz, Protamin (Miescher). Sehr merkwürdig ist, dass das Secret der Samenblasen des Meerschweinchens auf Blutzusatz gerinnt und reichlich Fibrinogen enthält (Hensen & Landwehr); ein Gerinnsel bildet wahrscheinlich nach der Begattung einen Pfropf im Cervixcanal, der den Abfluss des Samens verhindert. Möglicherweise hängt auch das rasche Eintrocknen des Samens mit Gerinnungsvorgängen zusammen.

Die Pubertät, d. h. der Beginn der Bildung reifen Samens, beginnt beim Manne zu einer etwa um ein Lebensjahr späteren Zeit

als die Eireifungen der Frau (p. 440) und mit ähnlichen Variationen; eine bestimmte obere Altersgrenze ist nicht vorhanden. Die Pubertät kündigt sich auch hier durch Haarentwicklungen (besonders des Bartes), Grösserwerden der Geschlechtstheile u. dgl. an. Dazu kommt aber hier noch die Vergrösserung des Kehlkopfes und der Stimmwechsel, ferner ein deutlicheres Erwachen des Geschlechtstriebes, und nächtliche reflectorische Samenentleerungen (Pollutionen). Bei Thieren steht vielfach die Entwicklung von Hörnern, Geweihen u. s. w. in innigem Zusammenhang mit der Pubertät. All diese Entwicklungen bleiben aus, wenn die Hoden exstirpirt oder in ihrer Entwicklung gehemmt sind.

Die Samenentleerung ist die Folge einer complicirten Erscheinungsreihe, welche normal von psychischen Motiven ausgeht: von Vorstellungen oder Sinneseindrücken, welche mit dem Geschlechtsleben in Verbindung stehen. Die Neigung zu solchen Zuständen, oder das, was man als Lebhaftigkeit des Geschlechtstriebes bezeichnet, wird durch körperliche und geistige Anstrengung, Sorge, kärgliche Ernährung beträchtlich herabgesetzt.

Der erste der erwähnten Vorgänge ist die Erection, d. h. eine strotzende Blutanfüllung der drei Corpora cavernosa, wodurch der Penis verlängert und zu einer abgerundet prismatischen Form gesteift wird; zugleich richtet er sich in die Höhe (wegen der Kürze des Aufhängebandes) und nimmt eine leichte nach der Bauchseite concave Krümmung an. Das Wesen der Erection ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Corpora cavernosa bilden ein communicirendes Höhlensystem, welches eine Erweiterung der Venen darstellt (v. Frey). Da die Septa der schwammigen Räume glatte Muskelfasern enthalten, also das Lumen der Corpora cavernosa activ verändern können, so sind zwei Erklärungen für die Erection möglich, nämlich: 1. ein vermehrter Zufluss durch Nachlass einer im Ruhezustande vorhandenen tonischen Contraction (Kölliker); 2. eine Hemmung des Blutabflusses aus den Schwellkörpern durch Compression der abführenden Venen. Beides scheint in der That stattzufinden, wie folgende Erfahrungen zeigen: Beim Hunde giebt Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die vom Plexus ischiadicus zum Plexus hypogastricus gehen) Erection (Eckhard); bei dieser Reizung bluten zugleich angeschnittene Arterien des Penis stärker (Lovén); die Erectionsnerven müssen also zu den gefässerweiternden Nerven (p. 65) gezählt werden, jedoch erstreckt sich ihre Erweiterungswirkung auch auf Bezirke, welche morphologisch dem Venensystem zugehören; in den Arterien des Penis erreicht der Blutdruck

bei der Erection $^1/_6$ von dem der Carotis (Lovén). Die vasomotorischen Fasern des Penis gehen durch den N. pudendus und die N. dorsales penis; Durchneidung derselben bewirkt für sich keine Erection, verhindert aber die Erection für die Zukunft (Hausmann & Günther). Eine Compression der abführenden Venen scheint stattzufinden, namentlich bei Maximum der Erection: a. durch den M. transversus perinaei, durch den die Vv. profundae hindurchtreten (Henle), b. durch trabeculäre, aus glatten Muskelfasern bestehende Vorsprünge in den Venen des Plex. Santorini (Langer), c. dadurch, dass die Vv. profundae durch die Corpora cavernosa selbst hindurchtreten (Langer). Die Volumzunahme des Penis ist dadurch ermöglicht, dass die Arterien eine rankenförmige Aufwickelung besitzen (Arteriae helicinae), und die Haut im Praeputium eine Falte besitzt, welche bei der Erection verstreicht, wobei die Eichel sich entblösst.

Das nächste Centrum für die Erection liegt im Lendentheil des Rückenmarks (Goltz). Nach Durchschneidung an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark bewirkt bei Hunden mechanische Penisreizung noch reflectorische Erection (starke Reizung sensibler Nerven verhindert diesen, wie andere Reflexe, p. 281), nicht aber nach Zerstörung des Lendenmarks. Das Gehirn steht mit diesem Centrum in Verbindung; dies ergiebt sich schon aus der Erection durch psychische Zustände; ferner tritt bei Reizung der Pedunculi cerebri, des Halsmarks etc. (Ségalas, Budge, Eckhard), so auch häufig bei Erhängten, Erection ein.

Die Entleerung des Samens erfolgt reflectorisch durch anhaltende (p. 279) mechanische Reizung des erigirten Penis, welcher besonders entwickelte Nervenendknäuel (p. 333) besitzt. Auch andere Reize der Urogenitalgegend, z. B. starke Füllung der Blase, können Samenentleerung bewirken, jedoch normal nur im Schlafe (Pollutiones nocturnae), wo die reflectorischen Markcentra ungestört agiren (vgl. p. 280). Das spinale Centrum für den Ejaculationsvorgang liegt ebenfalls im Lendenmark.

Die Entleerung des Samens aus den Samenbehältern in die Harnröhre geschieht wahrscheinlich durch peristaltische Contractionen der mit glatter Musculatur versehenen Samenleiter und Samenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre aber durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi. Der Weg zur Blase ist durch die Erection des Caput gallinaginis abgeschnitten, welche zugleich die Harnentleerung während der Erection verhindert. Dem sich entleeren-

den Samen mischen sich die oben genannten Secrete bei. Die Menge des entleerten Samens wird zu 0,75—6 Ccm. angegeben.

5. Die Begattung und Befruchtung.

Die Befruchtung erfordert eine Berührung des Samens mit dem gelösten Ei. Diese geschieht entweder bereits innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane, indem der Samen in dieselben eingeführt wird, oder ausserhalb derselben, indem der Samen über die bereits entleerten Eier ergossen, oder zufällig (z. B. durch das sie umspülende Wasser) ihnen zugeführt wird. Auch künstliche Befruchtung ist möglich (Jacobi 1764); selbst sehr kleine Mengen Samen scheinen zur Befruchtung zu genügen, sobald sie noch Samenkörperchen enthalten. während Samen, welcher durch Filtration von den letzteren befreit worden, wirkungslos ist (Spallanzani).

Die für die Zuführung des Samens zum Ei erforderlichen Acte heissen Begattung. Bei denjenigen Thieren, deren Eier sich im mütterlichen Körper entwickeln, muss der Samen in denselben eingeführt werden (innere Begattung); ebenso bei denjenigen eierlegenden Thieren, deren Eier vor der Entleerung sich mit accidentellen Hüllen umgeben (p. 439), so dass sie nach der Entleerung nicht mehr befruchtungsfähig sind. Dagegen kann bei den nackte Eier entleerenden Thieren die Befruchtung nach der Entleerung geschehen, und die Begattung besteht hier entweder in einem Umklammern des Weibchens durch das Männchen bis zur Entleerung der Eier, wobei der Samen über letztere ergossen wird, wie bei den Fröschen (vgl. p. 276), oder in blossem Verfolgen der Weibchen durch die Männchen zur Laichzeit, wie bei den Fischen. Auf die mannigfachen Modificationen dieser Vorgänge bei den niederen Thieren kann hier nicht eingegangen werden.

Bei den höheren Wirbelthierclassen und beim Menschen findet innere Begattung statt. Der in die Scheide eingeführte erigirte Penis wird beim Menschen durch die Reibung an den unebenen Scheidenwänden und durch den fest umschliessenden Constrictor cunni in der schon erwähnten Weise bis zur reflectorischen Ejaculation gereizt, unter allgemeinen Aufregungserscheinungen beider Theile. Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen treten durch die sensiblen Reize beim Coitus gewisse Reflexbewegungen ein, welche wahrscheinlich hauptsächlich die Aufnahme des Samens in die inneren Genitalien befördern. Als solche werden angegeben: eine senkrechtere Aufstellung des Uterus (vielleicht durch Erection desselben, Rouget) und ver-

muthungsweise peristaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben, nach dem Ovarium gerichtet, welche bei Thiren wenigstens beobachtet sind. Diese würden erklären, wie ein Theil des Samens trotz der entgegengesetzt gerichteten Flimmerbewegung zum Ovarium geleitet wird, ein Vorgang, für welchen die regellose Bewegung der Zoospermien nicht verwerthet werden kann. Nach der Ejaculation hört die Erection und die psychische und physische Aufregung sehr schnell auf, beim Manne früher als beim Weibe; bei beiden Geschlechtern folgt eine andauernde Ermattung nach. Beim Weibe wird durch die erste Begattung der Hymen, meist unter geringer Blutung, zerrissen.

Der Ort der Berührung zwischen Ovulum und Samen ist noch nicht sicher festgestellt, höchst wahrscheinlich geschieht sie meist auf dem Ovarium selbst oder in der Nähe desselben in den Tuben; denn man findet häufig bei Säugethieren nach der Begattung die Oberfläche der Ovarien mit Samenfäden bedeckt (Bischoff); hierdurch sind auch die zuweilen vorkommenden Ovarial- und Abdominalschwangerschaften zu erklären. Eng hängt hiermit die Frage zusammen, ob mit der Begattung eine Eilösung ähnlich der menstrualen verbunden ist, oder ob bei fruchtbaren Begattungen nur die durch die Menstruation vorher oder später gelösten Ovula befruchtet werden. Für das letztere spricht die Analogie mit den Säugethieren, die nur zur Brunstzeit befruchtet werden können. Da nun das menschliche Weib zu jeder Zeit befruchtet werden kann, so muss man, wenn die Begattung nicht direct eine Eilösung bewirken kann (was neuerdings wieder behauptet wird, Slavjansky), annehmen, dass entweder das noch vorhandene und befruchtungsfähige Ovulum der letzten Menstruation befruchtet wird, oder dass der Samen sich bis zur nächsten Eilösung befruchtungsfähig in den weiblichen Genitalien, vielleicht auf dem Ovarium erhält. Vielleicht kommt Beides vor.

Bei sehr vielen Thieren ist festgestellt, dass befruchtete Eier Samenkörperchen enthalten, und das Eindringen derselben ist in einzelnen Fällen direct beobachtet. Man nimmt jetzt allgemein an, dass die Befruchtung sich durch das Eindringen eines oder mehrerer Samenkörperchen in den Dotter vollzieht. Bei den Eiern mit Micropyle scheint diese die Eintrittspforte zu sein; bei den Säugethiereiern scheinen die Samenkörperchen sich vermöge ihrer Eigenbewegung durch die weiche Zona, oder durch Porencanäle derselben einzubohren. Ein einziges Körperchen genügt höchst wahrscheinlich zur Befruchtung, obgleich häufig sehr viele eindringen; man vermuthet,

dass auch in diesem Falle nur ein einziges die Befruchtung vollzieht. Nach neueren Beobachtungen an Wirbellosen (O. Hertwig u. A.) scheint es, dass das befruchtende Samenkörperchen an seinem Kopfe einen Zellkern bildet, welcher mit einem anderen aus dem Keimbläschen hervorgehenden Kerne sich vereinigt (conjugirt), nachdem um beide sich radiäre Streifungen des Dotters entwickelt haben; durch die Conjugation bildet sich ein Furchungskern, der den Anstoss zur weiteren Entwicklung giebt. Jedoch darf nicht übersehen werden, dass die Furchung auch ohne Befruchtung bis zu einer gewissen Stufe fortschreitet (p. 438), auf welcher allerdings das Ei stehen bleibt und abstirbt. Tiefer in das grosse Räthsel der Befruchtung einzudringen, und namentlich die Vererbung der speciellen väterlichen Eigenschaften durch das Samenkörperchen zu erklären, muss einer vielleicht sehr fernen Zukunft überlassen bleiben.

6. Die äusseren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt.

Während die unbefruchteten Menstruationseier im Uterus zu Grunde gehen (p. 440), wird im Falle der Befruchtung das Ei im Uterus festgehalten und bleibt in demselben bis zum Schlusse der Entwicklung. Der Zustand des Weibes während dieser Zeit heisst Schwangerschaft (Graviditas, Gestatio), und die am Schlusse eintretende Entleerung des entwickelten Eies Geburt (Partus).

Die Festhaltung geschieht höchstwahrscheinlich so (Sharpey), dass es in eine Falte der sich stark verdickenden Uterinschleimhaut (Decidua vera) sich einsenkt, und nun die Wände der Falte mit dem Ei wachsen und über demselben zusammenwachsen, so dass dieses von einer Fortsetzung der Uterinschleimhaut (Decidua reflexa) vollständig eingeschlossen ist. An der ursprünglichen Insertionsstelle bildet sich durch später zu erörternde Vorgänge die Placenta (Cap. XIV.), ein gefässreiches Organ, welches aus zwei sich innig verbindenden und beim Menschen nicht ohne Zerreissungen trennbaren Theilen, einem fötalen und einem uterinen besteht. Der Uterus selbst vergrössert sich in all seinen Theilen, namentlich aber in der Musculatur, mit dem wachsenden Ei, und nimmt eine diesem entsprechende abgerundete Gestalt an. Am Schlusse der Schwangerschaft hat er von 30—40 grm. auf circa 1000 grm. zugenommen.

Figur 87 (nach Kölliker) stellt schematisch einen Längsschnitt durch den Uterus am Ende der Schwangerschaft dar. *dv* ist die Decidua vera, *dr* die Decidua reflexa; der der Deutlichkeit halber zwischen beiden gelassene Raum *uh* existirt in Wirklichkeit nicht. *m* Muscularis des Uterus, *t* Mündung einer Tube, *pl u* Placenta uterina, *pl u'* Fortsätze derselben zwischen die Zotten *chz* des Chorion frondosum *chf* (Placenta foetalis); *ch l* Chorion laeve, *a* Amnion, *a s* Amnionscheide des Nabelstrangs; der Foetus ist weggelassen; *dg* der Dottergang, *ds* der Dottersack.



Fig. 87.

Die Schwangerschaft dauert 10 Menstruationsperioden, d. h. die Geburt erfolgt in der Regel am 280. Tage nach dem Eintritt der letzten Menstruation. Es sind anscheinend dieselben, auch während des Ausfalls der Menstruation sich in gleicher Periodik mehr latent wiederholenden Genitalveränderungen, welche in Verbindung mit den durch die Spannung u. dgl. gegebenen Reizen den Reflex der Entleerung herbeiführen; zumal auch Aborten am häufigsten in den Zeiten der latenten Menstruationen sich einstellen.

Vom Mechanismus der Geburt können hier nur die Grundzüge kurz angeführt werden (das Nähere s. in den geburtshülflichen Lehrbüchern). Die Austreibung erfolgt durch periodische schmerzhafte Contractionen der Uterusmusculatur, die Wehen, welche immer häufiger und stärker werden, und auf der Höhe durch die Bauchpresse unterstützt werden. Sie bewirken zunächst eine Erweiterung und völliges Verstreichen des Muttermundes, durch welchen die aus Decidua reflexa, Chorion und Amnion bestehende Eiwand (s. Fig. 87) hervorgetrieben wird, welche demnächst zerreisst und einen Theil des Liquor amnii (Fruchtwasser) abfliessen lässt. Der jetzt ungleichmässiger auf die Innenwand des Uterus drückende Embryo verstärkt die Wehen, und wird durch dieselben allmählich, meist mit dem Kopfe voran, durch das Becken und die sich erweiternde Vagina und Vulva herausgetrieben, wobei der Kopf durch die Verschiebbarkeit der Schädelknochen, das Becken durch geringe Nachgiebigkeit seiner Symphysen etwas sich adaptirt. Der völlig geborene Embryo hängt noch mit der Placenta durch den langen Nabelstrang (Cap. XIV.) zusammen, welcher bisher Athmung und Ernährung vermittelte. Durch die Contractionen des

Uterus löst sich aber die Placenta in toto, also auch der uterine Theil, vom Uterus ab, ein Vorgang, welcher natürlich mit Blutung verbunden ist. Sobald nun die Placenta sich abzulösen beginnt, hört die foetale Respiration durch das mütterliche Blut auf, und es tritt in Folge dessen eine Veränderung der Blutgase ein, welche, vielleicht in Verbindung mit dem Luftreiz, die erste Inspiration durch die Lungen veranlasst (vgl. p. 91). Die noch im Uterus befindliche Placenta ist jetzt für das Kind unwesentlich und der Nabelstrang, dessen Arterien zu pulsiren aufhören, kann, nach vorheriger Unterbindung im foetalen Stück, durchschnitten werden, wenn man nicht bis zur Austreibung der Placenta mit den Eihäuten (Nachgeburt) warten will. Das Kind ist mit dem angehäuften Hauttalg (Vernix caseosa) überzogen. Nachdem die Nachgeburt erfolgt und durch fortschreitende Contractionen des Uterus (Nachwehen) die Blutung gestillt ist, beginnt eine Regeneration der Uterusschleimhaut und Verkleinerung der Muskelschicht mit Neubildung von Faserzellen; erstere ist mit einem schleimigen, anfangs bluthaltigen Ausfluss (Lochien) verbunden; der Ausfluss dauert 2 Wochen, die volle Regeneration 2 Monate. — Mit der Geburt beginnen die mütterlichen Milchdrüsen zu secerniren, und erst beim Nachlass dieser Secretion, etwa nach 10 Monaten, tritt die seit der Befruchtung unterbrochene Menstruation wieder ein.

Ueber die Innervation des Uterus ist Folgendes ermittelt: Reizung des Rückenmarks bis hinauf zum Kleinhirn bewirkt Contractionen; die vom Rückenmark zum Uterus tretenden Fasern entspringen hauptsächlich aus der Gegend des letzten Brust- und des 3. und 4. Lendenwirbels. Erstere treten in sympathische Bahnen über, durchziehen das Gangl. mesenter. inf., und verlaufen in einem der Aorta aufliegenden Strange, letztere dagegen direct durch die Sacralnerven zum Uterus (Frankenhäuser, Kehrer u. A.). Nach einer neueren Angabe (v. Basch & Hofmann) sollen die ersteren nur die Ringfasern, die letzteren nur die Längsfasern zur Contraction bringen. Ausser der spinalen Innervation scheint der Uterus noch nähere, vielleicht theilweise in seinem Parenchym liegende Centra zu haben. Dieselben werden durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger), so dass Erstickung, Compression der Aorta (Spiegelberg), Verblutung u. s. w. Uteruscontractionen bewirken. Auch das im Gehirn liegende Centrum für die Uterusbewegungen wird durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger). — Für den Geburtsact genügt das im Lendenmark gelegene Centrum; denn der Eintritt desselben ist bei Hündinnen mit isolirtem Lendenmark beobachtet (Goltz u. A.).

Vierzehntes Capitel.

Die Entwicklung des Embryo und des Geborenen.

1. Allgemeines.

Die Entwicklung der Eier geschieht in den meisten Fällen ausserhalb des mütterlichen Organismus, in den verschiedensten dazu geeigneten Localitäten. In den meisten Fällen ist eine bestimmte Temperatur für die Entwicklung erforderlich, welche theils durch die zum Legen gewählte Localität gegeben ist, theils durch Benutzung der Sonnenwärme erreicht wird, theils endlich durch die elterlichen Oganismen mit ihrer Körpertemperatur unterhalten wird, indem sie mit ihrem Körper die Eier bedecken (Brütung); sie kann auch künstlich ersetzt werden (künstliche Brütung). Die zweite Bedingung der Entwicklung ist der Zutritt von Sauerstoff. Der Verkehr mit der Atmosphäre oder dem gashaltigen Wasser geschieht durch die porösen Eihüllen hindurch, unter welchen bei grösseren Eiern ein respirirendes gefässreiches Organ sich entwickelt. Bei den im Uterus der Mutter sich entwickelnden Eiern tritt dies Organ behufs Athmung und Ernährung mit dem mütterlichen Blutes in Diffusionsverkehr (s. unten sub 4. e).

Die Ausbildung des Eies zum vollkommenen, dem erzeugenden ähnlichen Organismus geschieht nicht immer in ununterbrochener Entwicklung. In gewissen Thierclassen bleibt die Entwicklung auf bestimmten Stufen längere Zeit stehen; auf diesen Entwicklungsstufen zeigt der Organismus häufig ganz ähnliche Functionen wie der entwickelte: willkürliche Bewegung, Nahrungsaufnahme und Verdauung etc.; man nennt diesen Zustand den Larvenzustand, das bekannteste Beispiel bietet die Metamorphose der Insecten. Selbst Zeugung, freilich meist nur ungeschlechtliche, kommt in solchen Larvenzuständen vor; in diesem Falle nennt man den Vorgang Generationswechsel. Da die Larven meist eine von dem fertigen Organismus völlig verschiedene Form haben und ihr Leben sich von dem eines ausgebildeten Thieres nicht unterscheidet, so sind zahlreiche Larven als besondere Thierarten beschrieben worden, ehe man ihre Entstehung und weitere Entwicklung kannte. Namentlich in den Fällen des Generationswechsels sind die Larven (hier auch Ammen genannt), da die Functionen eines fertigen Thieres selbst mit Einschluss der Vermehrung bei ihnen vorkommen, und ihre Form meist ausserordentlich von der Endform abweicht, lange

Zeit für besondere Thierformen, ja für Thiere ganz verschiedener Klassen oder Ordnungen gehalten worden.

Der allgemeine Gang der Entwicklung ist stets der, dass die Eizelle durch Vermehrung eine immer grössere Anzahl von Zellen bildet, welche sich in Gruppen sondern, aus denen die einzelnen Organsysteme und Organe hervorgehen.

2. Die Furchung.

Der erste Entwicklungsact ist die fortschreitende Theilung der Eizelle, welche als Furchung bezeichnet wird. Bei den Säugethieren findet totale Furchung statt, bei den Eiern der Vögel, Amphibien und Fische dagen nur partielle, d. h. es nimmt nicht der ganze Dotter an der Furchung Theil, sondern nur die das Keimbläschen enthaltende Partie desselben, der Hauptdotter (p. 439) oder Bildungsdotter. Der sich nicht furchende Nebendotter, welcher von den Granulosazellen des Follikels herrührt, betheiligt sich nicht morphologisch, sondern nur durch Abgabe seiner chemischen Bestandtheile an den Embryo, am Aufbau des letzteren; man nennt ihn deshalb auch den Nahrungsdotter.

Bei Säugethieren beginnt die Furchung schon wenige Stunden nach dem Contact des Samens mit dem Ei, resp. dem Eindringen der Samenfäden in den Dotter (vielleicht schon früher, vgl. p. 438), so dass das Ei erst auf einer späteren Entwicklungsstufe in den Uterus gelangt. Sie besteht in einer fortschreitenden Zelltheilung, bei welcher jede kugelige Zelle in zwei Halbkugeln zerfällt. Ob die erste Zelle mit der Eizelle (dem Hauptdotter) identisch ist, oder erst durch Umwandlungen derselben entsteht, ist zweifelhaft; ebenso das Verhalten des Keimbläschens, welches vor der Furchung unsichtbar wird, und der Modus der Zelltheilung und der Bildung resp. Theilung der Zellkerne. Die Furchung schreitet schnell vorwärts, und liefert zuletzt eine grosse Menge kleiner,. kugeliger, stark lichtbrechender Zellen, welche zusammen ein maulbeerförmiges Aussehen haben.

Das Keimbläschen nähert sich vor dem Verschwinden der Oberfläche des Dotters und hinterlässt den p. 448 erwähnten Eikern; ein Theil des Keimbläschens tritt als sog. Richtungskörper aus, dessen Lage die Richtung der ersten Furchungslinie bestimmen soll. Bei den Zelltheilungen scheinen ähnliche strahlige Doppelfiguren wie die p. 448 erwähnte eine Rolle zu spielen. Diese wichtigen Vorgänge sind in ihrem Zusammenhange noch nicht genügend aufgeklärt.

Während der Furchung verliert das Ei in der Tuba den Discus proligerus, und umgiebt sich entweder wie das Kaninchenei (p. 439)

mit accessorischen Hüllen, oder die Zona enthält später im Uterus (z. B. beim Menschen) feine radial gestellte Zotten, welche sich verzweigen und eine dichte zottige Hülle um das Ei bilden; die Zona erhält dann den Namen Chorion frondosum (Fig. 87, 88).

Die ungefähre Dauer des Furchungsstadiums ist nur für einige Säugethiere angebbar: Meerschweinchen $3^{1}/_{2}$, Kaninchen 4, Katze 7, Hund 11, Mensch, Wiederkäuer und Dickhäuter 10—12, Fuchs 14, Reh über 60 Tage (Reichert).

2. Die Anlage der Keimblätter und des Embryo.

Die Verwendung der durch die Furchung entstandenen Zellen zum Aufbau des Embryo beginnt mit einer Anlagerung des grössten Theils derselben an die Zona zur Bildung einer geschlossenen Membran, der Keimblase. Die durch jene Anlagerung sowie durch die Vergrösserung des Eies gebildete Höhle ist mit Flüssigkeit gefüllt, oder enthält bei den Eiern mit Nahrungsdotter den letzteren. Indem nun ein Theil der Keimblasenwand sich verdickt und vom Reste der Keimblase in Gestalt eines länglichen Rohres abschnürt, entsteht der Embryo. Das Lumen des abgeschnürten Rohres ist das Darmlumen (der Darm ist anfangs gradgestreckt, und an beiden Enden geschlossen); die Wand desselben ist die Leibes- und Darmwand des Embryo, welche sich durch einen Spaltraum, die Anlage der Pleuroperitonealhöhle, von einander trennen; der abgeschnürte Rest der Keimblase heisst Nabelblase oder Dottersack, und die sich röhrenförmig ausziehende Communication derselben mit dem Darme, solange sie noch offen ist, Nabelgang oder Dottergang (Ductus vitello-intestinalis oder omphalo-entericus).

Die Keimblase besteht ursprünglich nur aus einer einzigen Zellschicht: dem äusseren Keimblatt oder Ectoderm; etwas später zeigt sich unter derselben eine zweite Schicht, zuerst nur im Bereich des Fruchthofes, d. h. der der späteren Embryonalwand entsprechenden Fläche, dann an der ganzen Fläche der Keimblase: das innere Keimblatt oder Entoderm. Endlich sieht man im Fruchthof als erste Anlage der Embryonalaxe einen Streifen, den Primitivstreifen, auftreten, und zwar durch eine Verdickung des Ectoderms; diese Verdickung entwickelt ein drittes, mittleres Keimblatt oder Mesoderm. Das äussere Keimblatt ist die Anlage des Nervensystems und der Sinnesorgane mit Einschluss der äusseren Hautbedeckung, das innere die Anlage des Darmepithels und seiner Fortsetzungen, der Darmdrüsenzellen, das mittlere endlich die Anlage aller übrigen Organe, besonders des Bindegewebes und der Knochen, der Muskeln, des

Gefässsystems und der Geschlechtsorgane, und demgemäss sind die Keimblätter als sensorielles Blatt, Darmdrüsenblatt, und motorisch-germinatives Blatt bezeichnet worden (Remak). Indess ist, da über manche Puncte der eben angegebenen Abstammung noch

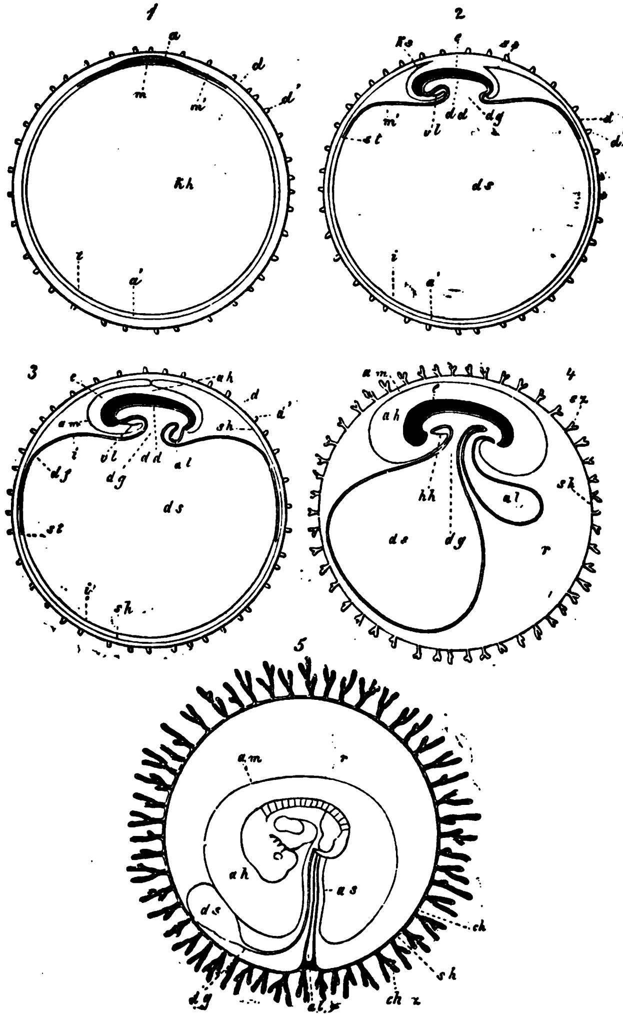


Fig. 88.

d, d', ch, sz Chorion mit seinen Zotten; am Amnion; ks, ss Kopf- und Schwanzscheide desselben; ah Höhle desselben; as Amnionscheide des Nabelstrangs; a, a' Ectoderm; mm' Mesoderm; dd Entoderm; dg Dottergang; ds Dottersack; sh seröse Hülle; e Embryo; al Allantois; vl vordere Leibeswand in der Herzgegend; hh Herzhöhle; r Raum zwischen Amnion und seröser Hülle (der Deutlichkeit halber zu gross dargestellt).

Fig. 88 (nach Kölliker) zeigt 5 schematische Durchschnitte durch das Ei; in No. 1—4 ist der Embryo im Längsschnitt, in No. 5 in seitlicher Ansicht dargestellt. No. 1 zeigt die Anlage der drei Keimblätter, No. 2—4 die Abschnürung des Embryo von der Keimblase, d. h. die Bildung des Darms und des Dottersacks; bei 4 ist schon die vordere und hintere Darmöffnung vorhanden. Ueber andere Theile der Figuren s. unten sub 4e.

Streit besteht, die unverfängliche Bezeichnung Ecto-, Ento- und Mesoderm (Kölliker) vorzuziehen.

Aus den neueren Controversen über die Keimblätter mag Folgendes erwähnt werden. Die neuere Entwicklung der Lehre von der natürlichen Züchtung (p. 435) hat zur Aufstellung eines noch streitigen Gesetzes geführt (biogenetisches Grundgesetz, Haeckel), nach welchem die embryonale Entwicklung des Thieres (Ontogenie) denselben Gang wiederholt, den die selective Entwicklung der Thierform (Phylogenie) genommen hat. Nach dieser Anschauung ist eins der ersten Embryonalstadien die sog. Gastrula, d. h. eine in sich selbst eingestülpte Blase, die also aus zwei am Rande verschmolzenen Keimblättern, einem äusseren und dem ihm anliegenden eingestülpten inneren, besteht. Der umschlossene Hohlraum ist die Darmhöhle, der Eingang (von dem Umbiegungsgrad umgeben) die Mundöffnung, also eine Form die viele niedere Thiere bleibend haben. Zwischen diese beiden Blätter schiebt sich bei höheren Thieren ein drittes (mittleres) Keimblatt ein, das durch Spaltbildung eine Rumpfhöhle bilden kann. Streitig ist nun hauptsächlich, ob auch der Wirbelthierembryo eine Gastrula darstellt, d. h. ob das äussere und innere Keimblatt am Rande des Fruchthofs in einander umbiegen, oder ob sie durchweg gesondert sind, resp. jedes eine vollkommen herumgehende Schicht der Keimblase bildet, wie die ältere Lehre es darstellt.

Der im Folgenden gegebene Abriss der Entwicklungsgeschichte folgt im Wesentlichen der Darstellung von Remak, unter Berücksichtigung späterer Correcturen und Ergänzungen, wie sie namentlich dem Werke von Kölliker zu entnehmen sind.

4. Die Anlage der wichtigsten Organe.

a. Das Medullarrohr.

Der mittlere, dem Fruchthof entsprechende Theil des Ectoderms, zu beiden Seiten des Primitivstreifens verdickt sich und bildet die Medullarplatte, welche längs des Primitivstreifens eine anfangs seichte Einfurchung, die Primitivrinne oder Rückenfurche (*rf* Fig. 90) besitzt. Diese Rinne wird immer tiefer, indem beide symmetrische Hälften der Medullarplatte, die Rückenwülste (*rw* Fig. 90) sich gegen einander zusammenbiegen, den dünneren Theil des Ectoderms, das sog. Hornblatt (*h* Fig. 89—91), mit sich nehmend. Endlich vereinigen sich die Ränder der Rinne, so dass die Medullarplatte, vom Hornblatt sich abschnürend, zu einem Medullarrohr (*mr* Fig. 89, *m* Fig. 91) wird. Dasselbe ist die Anlage von Rückenmark und Gehirn, sein Lumen der Centralcanal mit den Hirnventrikeln. Das vordere Ende (Gehirn) schwillt bald blasenförmig an.

b. Das Wirbelsystem.

Im Mesoderm zeigt sich unter dem Primitivstreifen ein medianer Faden, die Wirbelsaite, Chorda dorsalis (*ch* in den Figuren).

Zu beiden Seiten derselben zeigen sich zwei längsverlaufende Platten, die Urwirbelplatten, welche sich durch Querlinien in eine Anzahl von Urwirbeln theilen. Der Rest des mittleren Keimblatts, soweit er dem Fruchthof angehört, bildet die Seitenplatten. Die Urwirbel senden nach der Rückenseite die Spinalfortsätze empor, welche die oben besprochene Rohrbildung des Cerebrospinalorgans bewirken und schliesslich, zwischen diesem und dem Hornblatt sich vereinigend, die Abschnürung des Medullarrohrs vollenden und letzteres mit einer zuerst häutigen Wirbelcanalanlage umschliessen. Nach innen dagegen umwachsen die Urwirbel die Chorda (vgl. Fig. 89 und 91). Ihre Substanz wandelt sich in mannigfache Gebilde um, nämlich in die Wirbelsäule mit ihren Fortsätzen, den Rippen, ferner die zugehörigen Muskeln und die Rückenhaut. Die Wirbelkörper entstehen aus dem die Chorda umwachsenden Theil, jedoch so, dass in dem mittleren Querschnitt jedes Urwirbels ein Intervertebralknorpel, und aus je zwei an einander grenzenden Hälften zweier Urwirbel ein bleibender Wirbelkörper entsteht (Remak).

c. Die Darm- und Rumpfwand.

In den Seitenplatten geschieht die bereits oben erwähnte Spaltung der Embryonalwand in zwei Platten, eine innere, Darmfaserplatte (*df* Fig. 89) und eine äussere, Hautplatte oder Visceralplatte *hp*. Die Spalte bildet die Pleuroperitonealhöhle oder



Fig. 89.

Querschnitt eines Hühnerembryo des 3. Brütungstages, nach Kölliker. mr Medullarrohr; h Hornblatt; uw Urwirbelplatte; un Urniere; ung Urnierengang; ch Chorda; hp Hautplatte; df Darmfaserplatte; der Uebergang zwischen beiden in der Gegend der Aorta ao und der Urniere ist die Mittelplatte; p Peritonealhöhle; af Amnionfalte; dr Darmrinne; dd Entoderm; vc Vena cardinalis.

Parietalhöhle, die inneren, ungespaltenen, allmählich in der Medianlinie auf der Bauchseite der Wirbelsäule zusammenrückenden Ränder

der Seitenplatten bilden die Mittelplatten, die Anlage des Mesenterium und der foetalen Harn- und Geschlechtsorgane. Die letzteren entstehen als eine strangförmige Verdickung der Mittelplatten, welche später hohl wird, nach Anderen als eine Ausstülpung der Pleuroperitonealhöhle: der Wolff'sche Canal oder Urnierengang (*ung*); über dessen weitere Entwicklung und die übrigen urogenitalen Anlagen s. unten. Am Vorderdarm oder Schlund nähern sich die Mittelplatten weniger, so dass derselbe in ganzer Breite, ohne Mesenterium mit der Wirbelsäule in Verbindung bleibt (*ph*, Fig. 91).

Durch die Nabelabschnürung (p. 453) schliesst sich allmählich die doppelte Platte zu einem concentrisch doppelten Rohr, innen Darmrohr, aussen Leibesrohr; die Innenseite des Darmrohrs ist vom Entoderm ausgekleidet, welches die Anlage des Darmepithels bildet. Die Nabelabschnürung schreitet am Kopfe schneller vor, als an den Seiten und am Schwanz, so dass das Embryonalrohr eine Zeit lang pantoffel- oder schuhförmig aussieht (vgl. Fig. 92); der vordere, zuerst abgeschnürte Darmtheil heisst auch Fovea cardiaca, wegen der Nähe des Herzens (s. unten). Kopf- und Schwanzende des Embryo sind stark gegen die Bauchseite gekrümmt.

Am Kopf- und Schwanzende des Darmes entsteht die Mund- und Afteröffnung, indem das Ectoderm eine Einbuchtung bildet, welche gegen das Entoderm durchbricht. Der am After liegende Darmtheil heisst Cloake, weil er zugleich die Mündung der fötalen Harnorgane enthält.

d. Das Gefässsystem.

Schon frühzeitig findet man um den birn- oder biscuitförmigen Fruchthof herum einen grösseren rundbegrenzten Bezirk der Keimblase mit einem Gefässnetz erfüllt, den Gefässhof (Area vasculosa); derselbe erstreckt sich soweit wie das Mesoderm. Der gefässlose Rest der Keimblase heisst Dotterhof (Area vitellina).

Die Gefässbildung gehört ausschliesslich dem Mesoderm, und zwar dessen innerer Schicht, d. h. im Embryo der Darmfaserplatte an; sie beginnt ausserhalb des Embryo, in der Area vasculosa, in welcher sich netzförmig anastomosirende Zellbalken sondern, deren peripherische Zellschicht zum Endothel der Gefässwand, deren centrale Zellen zu den, zuerst farblosen und kernhaltigen Blutkörperchen werden. Die Gefässe des Embryo selbst, oder wenigstens deren Endothelanlage, entstehen erst secundär durch Hineinsprossen von Fortsätzen aus dem Gefässhof.

Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen Anlagen in der Gegend der Fovea cardiaca, indem hier jederseits die Darmfaserplatte (*dfp*, Fig. 90) eine longitudinale Falte (*a h h*) um ein vom Gefässhof

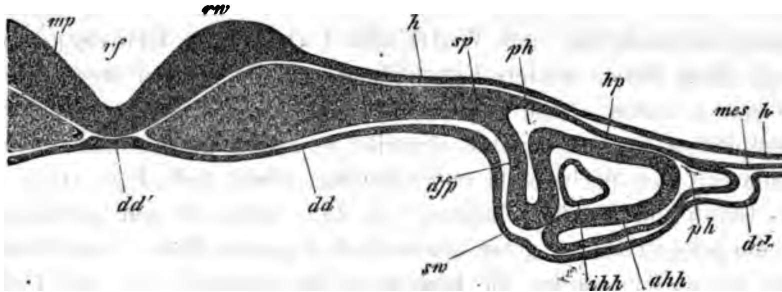


Fig. 90.

Querschnitt durch den vorderen Theil eines Kaninchenembryo vom 9. Tage, nach Kölliker. mp Medullarplatte; rf Rückenfurche; rw Rückenwulst; h Hornblatt; sp (Seitenplatte) und mes ungespaltene Theile des Mesoderms; ph Spalthöhle desselben, oder Parietalhöhle; hp Hautplatte; dfp Darmfaserplatte; ahh derjenige Theil derselben, welcher die äussere Herzhaut (Herzwand) bildet; ihh innere Herzhaut; dd Entoderm; sw Seitenwand des noch nicht abgeschnürten Vorderdarms oder Pharynx.

hineingewachsenes Endothelrohr (*i h h*) herum bildet; die Convexität dieser Falte liegt in der Parietalhöhle (*p h*). Es entsteht so im Embryo jederseits ein longitudinales Gefässrohr in der Gegend des Mesenterium; dasselbe heisst längs der Wirbelsäule Aorta (*a o*, Fig. 89), der vordere Theil aber, welcher durch die Abschnürung der Fovea cardiaca an die Unterseite des Schlundes gelangt, bildet eine Hälfte des Herzens, und beide Hälften vereinigen sich, indem beide Parietalhöhlen auch hier (in ihrem nach unten umgebogenen Theile) gegen

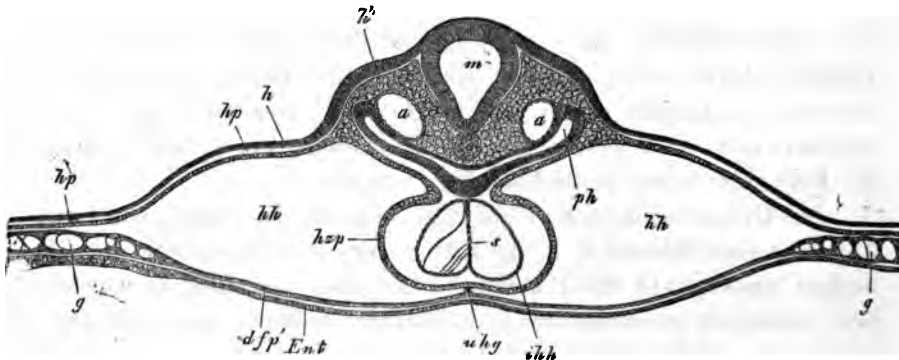


Fig. 91.

Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von ca. 40 Stunden, nach Kölliker. Die beiden Herzanlagen sind hier durch Zusammenrücken, und Abschnürung des Pharynx, schon vereinigt und an die Bauchseite gerückt. m Medullarrohr; h Hornblatt; ph Pharynx; aa Aorten; hp Hautplatte; hzp Herzplatte; ihh innere Herzhaut mit noch vorhandenem Septum s; dfp Darmfaserplatte; uhg sog. unteres Herzgekröse; hh vorderer Theil der Parietalhöhle; g Gefässe der Area vasculosa; Ent Entoderm (von dem ein Theil mit dem Pharynx abgeschnürt ist).

einander vorrücken (vgl. Fig. 91), zu einem einzigen Schlauche; auch die beiden Aorten vereinigen sich zu einer einzigen Aorta descendens; über die Aortenbogen s. unten sub f.

Ueber die Communication zwischen Herz und Area vasculosa ist Folgendes zu bemerken. Seitlich entspringt von den Aorten eine Reihe von vertical abtretenden Arterien, welche auf der Darmfaserplatte nach den Seiten verlaufen, die Abschnürungsfalte überschreiten und auf die Area vasculosa übergehen, mit deren arteriellem Netz communicirend; diese Arterien heissen Arteriae omphalo-mesentericae (*a o*, Fig. 92). Aus dem hinteren Herzende *C* entspringen mit einem kurzen gemeinsamen Stamm zwei Venenstämme, welche die nahe Abschnürungsfalte überschreitend sich ebenfalls auf der Area vasculosa verzweigen, die Venae omphalo-mesentericae (*v o*). Beide Verzweigungen communiciren durch ein kreisförmig die Area vasculosa begrenzendes Gefäss, den Sinus terminalis (*s t*). Die Gefässausbreitung der Area dient höchst wahrscheinlich zur ersten Athmung, sowie zur Ernährung des Embryo mittels der in der Keimblase befindlichen Stoffe; sie schwindet um so früher, je weniger bedeutend der Inhalt der Keimblase für die Ernährung ist (p. 453), und wird später durch die ähnlichen Zwecke dienende Allantois ersetzt. Das Herz beginnt sofort mit seinem Entstehen rhythmisch zu pulsiren, so dass in den neuentstandenen Gefässen die Blutkörperchen sofort eine freilich unregelmässige Wanderung antreten.

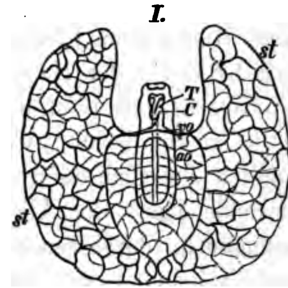


Fig. 92.

e. Das Amnion, die Allantois und die Placenta.

Indem der Embryo sich vergrössert, muss er in die Keimblase gleichsam einsinken, wobei die Hauptplatten von allen Seiten rückwärts über den Embryo sich in Form einer Falte umbiegen, und schliesslich über demselben, vom Reste des Ectoderms sich abschnürend, zusammenwachsen (vgl. Fig. 88, *2—5*, und 89). Der Embryo liegt nunmehr in einer häutigen, von einem entsprechenden Theile des Ectoderms ausgekleideten Scheide, der Schafhaut oder dem Amnion, welche am Nabel in die Haut des Embryo übergeht; dieser Theil, der sog. Stiel des Amnion, zieht sich später zu einem langen Rohre, der Scheide des Nabelstranges, aus (*a s*, Fig. 87 und 88, *5*). Das Amnion ist mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, von welcher der Embryo demnach

allseitig umgeben ist; sie enthält ausser den gewöhnlichen Transsudatbestandtheilen stickstoffhaltige Oxydationsproducte, welche von Haut und Nieren herstammen. Der der Innenfläche des Chorion anliegende Rest des Ectoderms wird als seröse Hülle (*s h*, Fig. 88, *3*) bezeichnet.

Am hinteren Ende des Embryo bildet sich eine Ausstülpung des Ectoderms in das Mesoderm, und zwar in die Darmfaserplatte desselben hinein, welche sackförmig mit ihrer Convexität in die Parietalhöhle hineinwächst, und durch die Abschnürung des Hinterdarms an die Unterseite des Embryo gelangt (*a l*, Fig. 88, *3—5*). Dieser mit dem Hinterdarm (Cloake) in Communication bleibende, mit Flüssigkeit erfüllte Sack, der Harnsack oder die Allantois, wächst mit seiner Convexität alsbald in die äussere Fortsetzung der Parietalhöhle hinaus, d. h. in den Raum zwischen Amnion und Nabelblase, und erreicht endlich das Chorion frondosum. Der im Embryo vor dem Hinterdarm liegende Theil der Allantois ist die spätere Harnblase, der verschmälerte, durch den Nabel hindurchgehende (zwischen Amnionscheide und Nabeldarmgang liegende) röhrenförmige Stiel heisst Urachus. Der äussere Theil der Allantois gewinnt seine Bedeutung durch seine Gefässe. Mit dem Stiele der Allantois verlaufen zwei Arterien, welche von den Aortenenden entspringen, die Arteriae umbilicales; sie führen zu einem stark entwickelten Capillarsystem, dessen Schlingen, die seröse Hülle mitnehmend, in die Chorionzotten (s. oben) hineinwuchern; die Venen vereinigen sich zu der unpaarigen Vena umbilicalis, welche, wieder in den Embryo eintretend, in die V. omphalomesenterica mündet, und mit den Lebergefässen communicirt; einen Ast sendet sie direct zur Vena cava inferior (Ductus venosus Arrantii). Die stark entwickelten, die Gefässe der Allantois tragenden Chorionzotten wachsen innig in die Uterinschleimhaut hinein, in welcher sich an der entsprechenden Stelle ganz ähnliche Capillarschlingen entwickeln. Beide zusammen bilden die Placenta (vgl. p. 82), in welcher ein Diffusionsverkehr zwischen foetalem und mütterlichem Blute behufs der Athmung und Ernährung stattfindet; das Blut der Nabelvene muss daher heller sein, als das der Nabelarterien, ganz wie später sich Lungenarterien- und Lungenvenenblut verhalten. Der Dottersack mit der Area vasculosa verliert jetzt seine Bedeutung und schrumpft sammt ihren Gefässen und dem Dottergang zu einem dünnen Gebilde zusammen, dessen Endbläschen sich am Amnion nahe der Placenta findet (vgl. Fig. 87 und 88, *5*). Auch die Allantois schwindet beim Säuge-

thiere bis auf ihre Gefässe und die Placenta (vgl. Fig. 88, 5), nur der im Embryo bleibende Harnblasentheil persistirt blasenförmig, durch den strangförmigen Urachus zeitlebens mit dem Nabel verbunden. Die nicht an der Placentabildung betheiligten Chorionzotten vergehen, und das Chorion wird an seinem freien Theile glatt (Chorion laeve, Fig. 87).

Der Nabelstrang besteht ursprünglich aus den von dem Amnionstiel (s. oben) umhüllten Dottergang und Urachus, von denen aber bald nur die Umbilicalgefässe als wesentlicher Theil übrig bleiben; diese sind, in ein schleimiges Bindegewebe (Wharton'sche Sulze) eingebettet, vom Amnionstiel umhüllt.

Gewisse niedere Säugethiere (Marsupialien, Monotremen) haben keine Placenta, sondern das Ei liegt frei im Uterus. Ferner giebt es zahlreiche Säugethiere, deren Chorionzotten in sich entwickelnden Gruben der Uterinschleimhaut stecken und bei der Geburt ohne Blutung sich herausziehen; diese Verbindungen sind entweder diffus über einen grossen Theil oder das ganze Ei vertheilt (Dickhäuter, Einhufer u. A.), oder in Gruppen (Cotyledonen) angeordnet, welche bestimmten, persistirenden Placentarstellen (Carunkeln) des Uterus entsprechen (Wiederkäuer). Bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist endlich die Verbindung der Placenta foetalis und uterina so untrennbar, dass letztere bei der Geburt sich unter Blutung vom Uterus mit ablöst (Mammalia deciduata). Jedoch ist die Placenta nicht immer wie beim Menschen scheibenförmig, sondern geht bei Manchen gürtelförmig um die Mitte des Eies herum und hat dann auch in dem röhrenförmigen Uterus eine gürtelförmige Anheftung (z. B. beim Hunde).

f. Die Leibeswand und die Extremitäten.

Unterhalb des nach vorn umgebogenen Vorderhirns und der Mundöffnung bricht die Schlundhöhle an jeder Seite in Gestalt von 4 parallelen Spalten, den Kiemenspalten, nach aussen durch die Hautplatten durch; zwischen diesen Spalten verdickt sich von hinten nach vorn die Schlundwand (Hautplatte) und bildet die Kiemen- oder Visceralbögen (vgl. unten Fig. 95), an deren Innenseite je ein Aortenbogen verläuft; diese Aortenbögen bilden jederseits die Verbindung zwischen der vorn gelegenen Herzaorta und der hinten gelegenen Aorta descendens (vgl. p. 459). Auch die übrige Leibeswand erhält von den Urwirbelplatten her eine in die Hautplatten hineinwachsende Verdickung, welche als Visceralplatte bezeichnet wird.

Die Extremitäten entstehen als massive Auswüchse der Haut- und Visceralplatten, welche sich später gliedern. Die Schwanzbildung als Ende der Wirbelsäule ist auch beim menschlichen Embryo als anfangs freier Fortsatz vorhanden (vgl. Fig. 95).

5. Speciellere Ausbildung der einzelnen Organe.

Von der speciellen Entwicklung der Organe können hier nur die Grundzüge kurz angegeben werden. Besonders die histologische Entwicklung wird hier gänzlich übergangen.

a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das Medullarrohr, dessen Lumen sich durch Wandverdickung immer mehr verengt, zeigt schon sehr früh an dem blasigen Hirnende zwei Querfurchen, wodurch drei Hirnblasen entstehen. Dieselben stellen dar (der Reihe nach von vorn) den dritten Ventrikel, die Vierhügelhöhle (Aquaeductus Sylvii), und den vierten Ventrikel. Die erste sendet jederseits eine neue Blase aus, deren Höhle den Seitenventrikel (die Communication desselben mit der Urblase ist das For. Monroi), deren Wand die Grosshirnhemisphäre darstellt; diese Seitenblasen überwuchern beim Menschen alle übrigen. Analog sendet die dritte Blase die beiden Kleinhirnblasen aus. Zwischen der ersten und zweiten Blase entsteht ferner schon frühzeitig eine ziemlich scharfe Knickung, so dass jene sich auf die Vorderseite des Embryo herumbiegt. Die Ganglien (Thal. opt. etc.) entstehen als Verdickung der Blasenwände.

Streitig ist die Entstehungsweise der peripherischen Nerven und ihrer Spinalganglien. Augenblicklich nehmen die meisten Autoren an, dass dieselben aus dem Centralnervensystem hervorsprossen und in das Mesoderm hineinwachsen, welches seinerseits nur die bindegewebigen Scheiden, vielleicht auch die Markscheiden, der nervösen Gebilde liefere.

Von der Entstehung des Auges ist folgendes das Wichtigste. Die mittlere Hirnblase treibt jederseits einen blasigen, später gestielten Auswuchs hervor, die primären Augenblasen. In die primäre Augenblase stülpt sich ferner von vorn eine blasige Ausbuchtung der Hautbedeckung (Meso- und Ectoderm) hinein, welche sich von der Haut völlig abschnürt; die abgeschnürte Ectodermblase (vgl. Fig. 93 und 94) ist die Anlage der Linse, die umgebenden abgeschnürten Mesodermlagen sind die Anlage der Membrana pupillaris, der Iris und des Glaskörpers. Unter dem Einfluss dieser Einstülpung findet zugleich eine Zurückstülpung der primären Augenblase in sich selbst statt, wodurch dieselbe in die sog. secundäre Augenblase umgewandelt wird. Dieser Vorgang (den man sich an einem dünnwandigen Kautschukballon, an den ein weiter Kautschukschlauch angefügt ist, veranschaulichen kann) ist folgender: Die Blase stülpt sich sammt

ihrem Stiele von unten nach oben in sich selber ein, und schliesst sich dann, wiederum sammt dem Stiele, in sich selber zusammen, so dass sie, indem die unten entstandene Fuge verwächst, einen nach vorn offenen Becher, und der Stiel ein doppeltes Rohr darstellt. Die

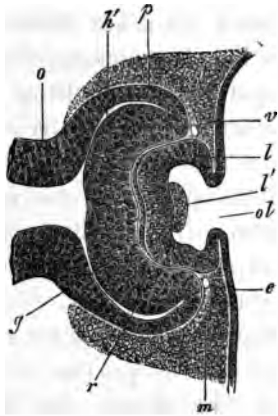


Fig. 93.

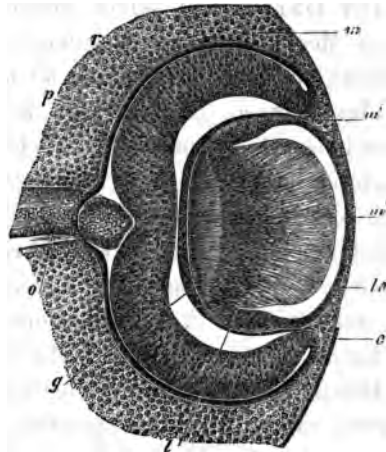


Fig. 94.

Zwei Horizontalschnitte durch das Auge des Kaninchenembryo vom 12. und vom 14. Tage. o Stiel der Augenblase, Opticus; p hintere Lamelle derselben, in Fig. 94 schon zur Pigmentschicht entwickelt; r vordere Lamelle oder Retina; h' Höhlung zwischen beiden Lamellen; m Mesodermhülle des Auges; m' Uebergang derselben in die als Glaskörperanlage g eingestülpte Partie; m'' Anlage der Pupillarhaut und Cornea; l Linseneinstülpung des Ectoderms e (letzteres in Fig. 94 nicht vollständig erhalten); le vorderer dünner Theil der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel; l' warzenförmige Anlage in der Linseneinstülpung.

vordere oder innere Lamelle des Bechers wird zur Netzhaut, und hängt mit dem inneren Rohr des Stieles zusammen; diese Theile sind die ursprünglich untere Hälfte der primären Augenblase und ihres Stieles; die hintere oder äussere Lamelle der secundären Augenblase wird dagegen zum Pigmentepithel der Chorioidea. Der Stiel, dessen Lumen bald verschwindet, ist die Anlage des Sehnerven, in welchem jedoch die eigentlichen Opticusfasern erst später, anscheinend vom Gehirn hineinwachsend, auftreten. Das eigentliche Gewebe der Chorioidea, sowie Sclera und Cornea entstehen aus den das Auge allseitig umgebenden Mesodermlagen.

Von der Entstehung des Ohres kann hier nur erwähnt werden, dass auch hier eine sich abschnürende Einstülpung des Ectoderms die erste Anlage des Labyrinths darstellt, welcher der Acusticus als ein Auswuchs der hinteren Hirnblase entgegenwächst.

Das Geruchsorgan entsteht ebenfalls durch eine Einstülpung des Ectoderms, welche sich jedoch nicht abschnürt. Die Bulbi olfactorii entstehen als blasige Auswüchse der vorderen Hirnblase.

Ueber die Entwicklung der äusseren Apparate an den Sinnesorganen (Augenhöhlen, Gehörknöchelchen etc.) s. unten sub e.

b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen.

Der Darmcanal bildet zuerst eine einfache, nur in der Mitte, wo das Mesenterium am längsten ist, schwach geknickte Röhre. In ihr bildet sich in der Lebergegend eine bauchige Erweiterung, die Anlage des Magens (*e*, Fig. 95), welcher später durch Drehung seine bleibende Querlage einnimmt und dadurch einen Fundus und die beiden Curvaturen erhält. Durch Verlängerung des Darmrohrs und gleichzeitige Verlängerung des Mesenteriums bilden sich dann die Dünndarmschlingen und die Dickdarmkrümmungen. Das im Embryo liegende Stück des Ductus omph.-mesent. reisst am Nabel ab und bildet einen rudimentären Anhang des unteren Ileumtheiles.

Ueber die Ausbildung der Mund- und Rachenhöhle s. unten sub e.

Die in den Darm mündenden micro- und macroscopischen Drüsen entstehen sämmtlich durch Ausstülpungen des Entoderms oder Darmepithels in die Darmfaserplatte hinein, wodurch die zellige Anlage der Drüsen gebildet wird, während das Mesoderm die bindegewebige und gefässhaltige Umhüllung liefert. Geht die Ausstülpung so weit, dass auch die Darmfaserplatte selbst vorgestülpt wird, wie bei allen grösseren Drüsen, so muss die ausgestülpte Darmwand offenbar in die Pleuroperitonealhöhle hineinwuchern, in welcher in der That alle in den Darm mündenden Drüsen (vom Peritoneum überzogen) liegen, wie die Leber und das Pancreas. Die Speicheldrüsen bleiben in die Masse des Mesoderms eingelagert.

Die Leber entsteht durch Ausstülpung zweier hohler Fortsätze (primitive Lebergänge) von der vorderen Darmwand, dicht oberhalb des Nabels; die feinsten Zweigchen bilden das vielfach verschlungene Netzwerk der Lebercanälchen, deren innige Verflechtung mit den Gefässen das Parenchym der Leberinseln darstellt; die gröberen Canäle sind die Gallencanäle; eine Ausstülpung des einen primitiven Ganges bildet die Gallenblase. Die Leber umwächst den Stamm der V. omphalo-mesenterica (p. 459), welche mit ihren Gefässen Verbindungen eingeht; eine in sie mündende Darmvene, welche bestehen bleibt, bildet mit jenen Verbindungen später die Pfortader. Ueber die Verbindung mit der Nabelvene s. p. 460.

Auch die Lungen entstehen als paarige Darmdrüsen, und zwar als Ausbuchtung der vorderen Wand des Vorderdarms, oberhalb des

Herzens, welche in die Pleuroperitonealhöhle hineinwächst; das gablige Mündungsrohr, welches demnach mit dem Pharynx zusammenhängt, entwickelt sich zu Luftröhre und Kehlkopf.

Die bisher genannten Drüsen sind offen bleibende Ausstülpungen des Entoderms. Einige andere entstehen dagegen durch Ausstülpung und Abschnürung und haben daher keinen Ausführungsgang. Die Schilddrüse entsteht als blasige Ausstülpung der vorderen Wand des Vorderdarms, welche sich abschnürt, dann durch weitere Ein- und Abschnürung in zwei symmetrische Höhlen theilt, die nun ihrerseits neue sich abschnürende Höhlchen bilden. Die Thymusdrüse entsteht, indem die Aortenbögen sich von der Innenseite der Schlundbögen (p. 461) zurückziehen und das Entoderm nach innen mitnehmen und dadurch die Kiemenspalten vertiefen. Durch den aussen erfolgenden Schluss der Kiemenspalten (s. unten) und durch die innen erfolgende Abschnürung vom Darmrohr bildet nun das Entoderm jederseits zwei der 3. und 4. Kiemenspalte entsprechende geschlossene Säckchen, welche sich durch weitere Ausbuchtung und spätere Vereinigung zur Thymusdrüse entwickeln.

Die übrigen Drüsen ohne Ausführungsgang, wie Milz, Lymphdrüsen und Nebennieren sind dagegen blosse Mesodermgebilde, ohne Betheiligung des Entoderms.

c. Das Gefässsystem.

Das Herz, anfangs ein grader medianer Schlauch (p. 458), ändert schon sehr frühzeitig seine Form so, dass das venöse (hintere, untere) Ende sich zum arteriellen aufbiegt, so dass das Ganze mit den Venenanfängen eine Sförmige Gestalt annimmt (vgl. Fig. 92). Die Ursache hiervon liegt darin, dass eine Zeit lang die Aortenbogen nach hinten an Zahl zunehmen, während die vorderen schwinden; hierdurch wird das vordere Herzende nach hinten geschoben, während das Venenende seinen Platz behält. Es lassen sich jetzt drei Abtheilungen am Herzen erkennen, die hintereinander sich contrahiren, Venensinus (aus welchem später die beiden Auriculae sich ausstülpen), Kammer und Bulbus aortae. Jetzt bildet sich eine längsverlaufende Scheidewand, zuerst in der Kammer, später im Venensinus (unvollkommen), wodurch zwei getrennte Kammern und zwei durch das For. ovale communicirende Vorhöfe entstehen. — Von den drei zuletzt übrigen Aortenwurzelpaaren liefert das erste die Carotiden und Subclaviae (rechts bleibt der gemeinsame Stamm als Anonyma); das zweite bildet links den bleibenden Aortenbogen, der zur ursprünglichen Aorta descendens führt

und aus dem die Gefässe des ersten Paares entspringen; sein rechter Ast schwindet. Das dritte Paar giebt die Arteriae pulmonales ab; der rechte Bogen schwindet bis auf seine Pulmonalis, der linke bleibt mit der Aorta descendens verbunden, das Verbindungsstück ist der Ductus Botalli. Zuletzt theilt sich der Arterienbulbus so, dass der die Lungenarterien abgebende Abschnitt mit der rechten Kammer und der Rest (mit dem Aortenbogen) mit der linken verbunden ist. Noch aber kann alles Blut auch aus dem rechten Herzen in die Aorta gelangen, auch ohne vorher durch die Lungen zu fliessen, nämlich theils durch das For. ovale, theils durch den Ductus Botalli. Erst wenn die Lungenathmung begonnen hat, nach der Geburt, schliessen sich diese beiden Communicationen, so dass nunmehr das ganze Blut des rechten Herzens in die Lungen geführt wird. Zugleich schliessen sich jetzt die Nabelgefässe und der Ductus Arrantii, indem sie sich in Ligamente umwandeln.

d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane.

Die inneren Harnorgane entwickeln sich folgendermassen: Die ursprüngliche Anlage jederseits, der Wolff'sche Gang (p. 457), ist am Kopfende blind geschlossen und communicirt am Schwanzende mit dem Hinterdarm oder der Cloake. An der inneren Seite dieses Ganges entstehen nun eine Reihe querer, ursprünglich solider und später hohl werdender Zellbalken, welche vom Peritonealendothel her gegen den Wolff'schen Gang wachsen und schliesslich sich mit ihm vereinigen und in ihn münden (Kölliker). Diese Seitenzweige verlängern und krümmen sich, und erhalten an ihrem peritonealen Ende unter Verlust ihrer ursprünglichen Communication mit der Peritonealhöhle eine Kapsel mit Gefässknäuel von dem Bau der späteren Niere. So entsteht die Urniere oder der Wolff'sche Körper, ein langgestrecktes drüsiges Organ mit halbfiederförmig einmündenden geknäuelten Harncanälchen. Sein Secret ergiesst sich durch den Urnierengang in die Allantois nahe der Cloake.

Die bleibende Niere entsteht so (Kupffer), dass vom Schwanzende des Wolff'schen Ganges eine Ausstülpung röhrenförmig, parallel dem Urnierengang, in die Höhe wächst, die Anlage des Ureter; sich verästelnd entwickelt sie die später sich knäuelnden Harncanälchen, an deren Ende auf noch nicht völlig aufgeklärte Weise Kapseln und Glomeruli entstehen. Die Uretermündungen trennen sich später von den Mündungen der Wolff'schen Gänge.

Die inneren Geschlechtsorgane sind ursprünglich für beide

Geschlechter angelegt, und zwar nach den Einen neben einander, also hermaphroditisch, nach den Andern in einer einzigen indifferenten Anlage.

Sicher ist zunächst, dass in einem gewissen Stadium neben einander ein weibliches und ein männliches Gebilde bestehen, welche die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen darstellen. Den weiblichen Canal bilden die beiden Müller'schen Fäden oder Gänge, die in die Cloake (p. 457) münden; ihre unteren Enden vereinigen sich später zu einem gemeinsamen Hohlraum, Uterus mit Vagina, die unvereinigten Canäle sind die Tuben, die in der Nähe des Ovariums eine von Franzen umgebene wandständige Oeffnung erhalten und oberhalb derselben zu einem Bläschen verkümmern; beim männlichen Embryo verkümmern die ganzen Müller'schen Gänge, es bleibt nur das oberste Ende als „gestielte Hydatide“ und das Vereinigungsstück als Uterus masculinus s. Vesicula prostatica zurück (E. H. Weber). Der männliche Canal wird von einem besonderen Sexualtheil (Waldeyer) des Wolff'schen Körpers dargestellt, dessen Stammcanal zum Vas deferens mit den Samenblasen wird, dessen verzweigter und sich vielfach schlängelnder Theil den Nebenhoden bildet, nach Einigen (s. unten) auch zur Hodenbildung beiträgt; beim weiblichen Embryo verkümmert der Sexualtheil des Wolff'schen Körpers zum Paroarium (Rosenmüller'sches Organ), der Stammcanal zum Lig. teres uteri. Der Urnierentheil des Wolff'schen Körpers verkümmert bei beiden Geschlechtern zur Parepididymis (Giraldés'sches Organ), resp. zum Paraparoarium (Waldeyer).

Eierstock und Hoden entwickeln sich in der Nähe der oberen Enden des Wolff'schen Organs. Nach der einen Ansicht (Waldeyer) haben beide völlig getrennte Anlagen; die weibliche Anlage ist folgende: das peritoneale Plattenendothel, welches die freie Oberfläche des Wolff'schen Ganges bekleidet, ist scharf abgegrenzt von einer Cylinderepithellage, welche dem medianen und dem lateralen Winkel desselben aufliegt; dieses ursprünglich, und bei vielen Thieren bleibend, zusammenhängende Keimepithel soll nun durch Hineinwachsen in das mittlere Keimblatt auf der medianen Seite den Eiern und Granulosazellen (s. unten), auf der lateralen dem Epithel des Müller-schen Ganges, also dem Tuben- und Uterusepithel zum Ursprung dienen, also weiblicher Natur sein. Dagegen ist der Hoden sammt seinen samenbildenden Zellen nach dieser Ansicht ein Abkömmling des Sexualtheils des Wolff'schen Körpers, dessen sich verlängernde und knäuel-

förmig sich schlängelnde Canäle in ein bindegewebiges Stroma hineinwachsen. Nach der älteren, immer noch vertretenen Ansicht dagegen geht sowohl Eierstock als Hoden aus der gleichen, ursprünglich indifferenten Anlage der Geschlechtsdrüse hervor, deren Zellen entweder zu folliculären Haufen sich abgrenzen (Eier mit Granulosazellen) oder zu geknäuelten Canälen (Hodencanälen mit indifferenten und samenkörperbildenden Zellen), die später mit dem Wolff'schen Körper (Nebenhoden, s. oben) in Communication treten. Die Geschlechtszellen selbst (Eier, resp. Spermatoblasten) lassen die Einen vom Keimepithel (s. oben) abstammen, Andere im Stroma der Keimdrüse selbst entstehen, noch Andere endlich leiten sie vom Keimepithel, die indifferenteren Granulosazellen und die entsprechenden Hodenzellen dagegen vom Wolff'schen Körper her.

Durch welche Einflüsse das Geschlecht des Embryo entschieden wird, ist noch völlig unbekannt.

Die Entwicklung der Ovula und der Follikel geschieht bei den Säugethieren und beim Menschen nach neueren Untersuchungen (Pflüger, His, Waldeyer, Koster u. A.) folgendermassen: Durch die gegenseitige Durchwachsung des Keimepithels (s. oben) und des Bindegewebes und durch Abschnürung von Theilen des ersteren entsteht ein cavernöses, von Zellen ganz erfülltes Röhrensystem in dem Ovarialstroma: die sog. Eischläuche (Valentin). Einzelne der Zellen zeichnen sich bald durch Grösse und Aussehen vor den übrigen aus, es sind die Eizellen (nach Pflüger Ureier, welche erst durch weitere Theilung die Eier bilden). Später schnüren sich die Schläuche zu Abtheilungen ab, deren jede eine, seltener mehrere Eizellen, umgeben von den kleineren Inhaltszellen (Granulosazellen) enthält; in diesen Abtheilungen, den Anlagen der Follikel, entsteht dann im Zellenlager eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche ringsum vorschreitet und das Zellenlager in eine der Follikelwand anliegende (Membr. granulosa) und in eine mit dieser in Zusammenhang bleibende, das nunmehr wandständige Ei umgebende Zellschicht (Cumulus proligerus) theilt. Beim Reifen der Eier erhalten diese ihre Zona pellucida und den Nebendotter, beides wahrscheinlich Producte der dem Ei unmittelbar anliegenden Schicht von Granulosazellen (diese Schicht zeichnet sich durch Cylindergestalt der Zellen aus). Wo der Nebendotter aus Zellen besteht, sind dies durch die Zona eingewanderte Granulosazellen; beim Vogelei sind alle Granulosazellen eingewandert, und das Gelbe stellt den ganzen Follikel dar (p. 439).

e. Die äusseren Canalöffnungen und deren Anhangsapparate.

Die obere Darmöffnung (p. 457) bildet eine zwischen dem Schädel, d. h. der mesodermalen Umhüllung des Gehirns, und dem ersten Kiemenbogenpaar gelgene weite Höhle, welche die gemeinsame Mund- und Nasenhöhle darstellt (vgl. Fig. 95). Das erste Bogenpaar wird zum Unterkiefer nebst den angrenzenden Schädeltheilen, darunter auch Amboss und Hammer; dadurch, dass es ferner in den Raum der Mund- und Nasenhöhle zwei einander entgegenwachsende

Aeste sendet, welche sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, wird eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle bewerkstelligt (geschieht das Zusammenwachsen dieser Fortsätze nicht vollkommen, so entsteht Hasenscharte, Wolfsrachen etc.). Die Zunge entsteht als Auswuchs an der Innenseite des Unterkiefers. Den Gebilden des ersten Kiemenbogens wachsen vom Schädel her die Stirn- und Nasenfortsätze, die Nasenscheidewand etc. entgegen, wodurch die Augen- und Nasenhöhlen ihren Abschluss finden. Die Zahnsäckchen entstehen durch eine sich abschnürende Einstülpung des Ectoderms; auf die weitere Entwicklung kann hier nicht eingegangen werden. Das zweite Kiemenbogenpaar liefert den Steigbügel (neuerdings bestritten), den Proc. styloideus, das Lig. stylohyoideum und das kleine Horn des Zungenbeins; das dritte das grosse Horn und den Körper des letzteren. Die Kiemenspalten schliessen sich (vgl. auch p. 465).



Fig. 95.

35 tägiger menschlicher Embryo nach Coste. Brust und Bauch geöffnet; Leber entfernt. Der Nabelstrang geöffnet und die zum Dottersack gehörigen Theile desselben nach links hinübergelegt. 3 äusserer Nasenfortsatz; 4 Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; 5 primitiver Unterkiefer; z Zunge; b Aortenbulbus; b′ b″ b‴ 1. bis 3. Aortenbogen; v v′ rechte und linke Herzkammer; o′ linkes Herzohr; c c′ c″ obere Hohlvenen und Venensinus; a e Lunge; e Magen; j Vena omph.-mesent. sin.; s deren Fortsetzung (spätere Pfortader); x Dottergang; a Art. omph.-mes. dextr.; i Enddarm; m Wolff'scher Körper; n Art. umbilicalis; u Vena umbilicalis; 8 Schwanz; 9 9′ vordere und hintere Extremität.

Die Cloakenöffnung (p. 457) ist die gemeinsame Oeffnung für den Darm einerseits und für das Allantoisende andererseits. Das letztere enthält die Oeffnungen der Allantois selbst, d. h. der Harnblase (p. 461) mit den Ureteren, ferner der Müller'schen und Wolff'schen Gänge, d. h. der inneren Geschlechtsorgane, und heisst daher Sinus urogenitalis. Dadurch, dass die Scheidewand zwischen Darm und Allantois in die Cloakenöffnung hervorwächst und das Perinaeum bildet, entsteht eine besondere Afteröffnung und eine vor ihr liegende Oeffnung des Sinus urogenitalis. Vor dieser letzteren entsteht ein länglicher Körper, welcher an der Unterseite eine Rinne trägt, die nach hinten in den Sinus urogenitalis ausläuft. Die Ränder dieser Rinne schliessen sich beim Manne, wodurch die canalförmige Harn-

röhre entsteht, die an der Spitze des länglichen Körpers, des Penis, mündet; den hinteren Theil der Harnröhre bildet der Sinus urogenitalis. Beim Weibe dagegen bleibt die Rinne offen, ihre Ränder wachsen zu den kleinen Schamlippen aus, und der Körper selbst wird zur Clitoris. Der Sinus urogenitalis aber verkürzt sich so, dass er nur noch eine Grube zwischen den kleinen Schamlippen bildet, in welche die Vagina und die Harnblase (als kurze Harnröhre) gesondert münden. Ferner liegen zu beiden Seiten der ursprünglichen Urogenitalöffnung zwei Hautwülste, welche beim Weibe die grossen Schamlippen bilden, beim Manne aber über dem hinteren Harnröhrentheil zum Scrotum zusammenwachsen und sich in einer persistirenden Nahtlinie (Raphe) schliessen. In das Scrotum steigen im 8. Monat die Hoden aus der Bauchhöhle durch den Leistencanal hinab (Descensus testiculorum), ein Vorgang, welcher in den anatomischen Lehrbüchern abgehandelt wird.

6. Chronologie der Embryonalentwicklung.

Bei weitem die meisten Untersuchungen über die Entwicklung betreffen die Eier von Thieren, und zwar unter den Wirbelthieren wegen der leichten Beschaffung hauptsächlich (aus den vier Hauptclassen) Lachs, Frosch, Hühnchen und Kaninchen. Die Chronologie ist für diese Thiere sehr genau bekannt. Vom Menschen sind aus der ersten Zeit der Eientwicklung, in welche grade die wichtigsten Vorgänge fallen, nur wenige Eier bekannt, welche durch Aborten oder Tod der Mutter zur Untersuchung kommen; aus der 1. Woche ist sogar kein einziges menschliches Ei bekannt. Aus den spärlichen vorhandenen Angaben lässt sich ungefähr entnehmen, dass die Furchung im Anfang der 2. Woche beendet ist; in die 2. Woche (Eier 3—6 mm.) fällt anscheinend die Anlage der Keimblase und Keimblätter, ferner der Chorionzotten; in die 3. Woche (Eier bis etwa 15 mm., Embryo 4—6 mm.?) ein grosser Theil der Embryonalabschnürung, Beginn der Amnionbildung, vielleicht sogar Abschluss derselben, Anlage der Allantois, der Kiemenbögen, der Mundbucht, des Herzens und der Aorten; in die 4. Woche (Eier 15—30 mm., Embryo 6—12 mm.) Vollendung des Amnion, Auftreten der Sinnesblasen, der Extremitätenstummel, der Leber, des Pancreas, der Wolff'schen Körper; in der 5. und 6. Woche ist schon die Cloakenöffnung vorhanden, die Kiemenspalten zum Theil geschlossen, der Darm völlig abgeschnürt, der Magen entwickelt u. s. w.; der bisher stark gekrümmte Embryo ist mehr gestreckt. Im 2. Monate entwickeln sich die Zahnsäckchen, die Zunge, die Milz u. s. w. Im 3. Monate ist die äussere Körperform schon sehr vollständig in allen Theilen ausgebildet, mit Ausnahme des Descensus testiculorum, der erst im 8. Monat stattfindet.

7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt.

Mit der Geburt sind weder die formellen, noch die functionellen Entwicklungsvorgänge abgeschlossen. Namentlich der Beginn des

extrauterinen Lebens und die folgende Zeit bis zur Pubertät sind durch wichtige Entwicklungsvorgänge ausgezeichnet. In diesen Zeitraum (Säuglings- und Kindesalter) fällt die Entwicklung der Knochen, der ersten und zweiten Zähne (über beide Gewebsbildungsprocesse s. d. hist. Lehrbb.), das energischste Wachsthum, vor allem aber die Entwicklung der Seelenthätigkeiten, welche von der ersten niederen, dem Reflexe nahestehenden Stufe durch die Mannigfaltigkeit der äusseren Eindrücke (Erfahrung, Lernen) immer weiter sich ausbilden.

Beim Neugeborenen ist die Erregbarkeit der Muskeln und Nerven gering, die Zuckungscurve der Muskeln noch lang und die tetanisirende Reizfrequenz gering (p. 189). Das Grosshirn ist noch sehr unentwickelt, die Erfolge electrischer Reizung der Oberfläche (p. 305) bleiben aus; ebenso ist der Vagus ohne Wirkung auf das Herz (Soltmann).

Das Wachsthum ist die Zunahme in allen Dimensionen und im Gewichte des Körpers, bewirkt durch einen Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben. Sämmtliche Gewebe und Körpertheile nehmen daran Theil, so dass im Allgemeinen die Proportionen des wachsenden Körpers erhalten bleiben; das Schema des Wachsthums ist hauptsächlich die Zunahme der Anzahl der gewebsbildenden Elemente, im Allgemeinen der Erfolg der Zelltheilung, — weit weniger die Vergrösserung der bereits bestehenden; jedoch kommt auch diese als Wachsthumsmodus vor. Das gewöhnliche Maass für das Wachsthum ist die Längenzunahme des Körpers, und diese wiederum hauptsächlich an das Längenwachsthum der Knochen geknüpft, welches etwa bis zum 22. Lebensjahre dauert. — Das Wachsthum in anderen Dimensionen und die Gewichtszunahme dauert etwa bis zum 40. Jahre fort.

Eine Gewichtsabnahme kommt vor in den ersten Lebenstagen nach der Geburt; ferner nach dem 40.—50. Lebensjahre, woran sich etwa vom 50. Jahre ab eine Längenabnahme schliesst.

Man theilt gewöhnlich das Leben in folgende Zeitabschnitte (Lebensalter) ein:

Lebensalter.	Characteristik.	Dauer.
Säuglingsalter.	Bis zur ersten Dentition. Stärkstes Wachsthum (um etwa $^2/_3$ d. h. um ca. 20 cm.).	bis zum 7.—9. Monat.
Kindesalter.	Bis zur zweiten Dentition. Wachsthum im 2. Jahre ca. 10, im 3. ca. 7, dann pro Jahr ca. $5^1/_2$ cm.	bis zum 7. Jahre.
Knabenalter.	Bis zur Pubertät.	7.—14. Jahr.
Jünglingsalter.	Bis zum Abschluss des Längenwachsthums.	15.—22. Jahr.
Alter der Reife.	Bis zur beginnenden Rückbildung (Involution beim Weibe).	22.—45. Jahr.
Alter der langsamen Rückbildung.	Späteres Mannes- und Greisenalter.	45. Jahr bis zum Ende.

Die mannigfachen senilen Rückbildungsprocesse werden, da die Grenze des Pathologischen nicht sicher zu ziehen ist, besser in pathologischen Werken behandelt.

8. Der Tod.

Bei allen Thierarten existirt eine ziemlich bestimmte Lebensgrenze, so dass man das Erlöschen der Functionen zum normalen typischen Entwicklungsgange der Organismen zählen muss. Die eigentliche Ursache des normalen oder physiologischen Todes ist aber ebenso unbekannt wie die der Pubertätsentwicklung oder irgend eines anderen typischen Processes. Beim Menschen gerade ist wegen der Mannigfaltigkeit der durch das Culturleben u. dgl. eingeführten Schädlichkeiten die eigentliche typische Altersgrenze nicht angebbar; der Marasmus senilis umfasst eine grosse Reihe pathologischer Erscheinungen von wenig regelmässigem Eintritt und Verlauf, welche zur Erklärung des Todeseintrittes nicht ausreichen. Es sind Fälle von nahezu 150jähriger Lebensdauer festgestellt.

Bei weitem die meisten Leben endigen durch zufällige Schädigungen, bei welchen die unmittelbare Todesursache in vielen Fällen übersehbar ist, namentlich wenn Kreislauf oder Athmung, die beiden für das Leben des Warmblüters unentbehrlichsten Functionen, gestört werden. Jedoch lässt sich sehr häufig, namentlich bei pathologischen Processen, die unmittelbare Todesursache nicht angeben. Als Zeichen des eingetretenen Todes wird am besten der Herzstillstand betrachtet, weil dieser leicht constatirbar, und zugleich diejenige Leistungsunterbrechung ist, welche am sichersten alle übrigen nach sich zieht. Abkühlung, Todtenstarre sind Erscheinungen, welche erst längere Zeit nach dem Tode eintreten.

Der todte Körper fällt der Fäulniss anheim, falls nicht vorher Vertrocknung (Mumification) eintritt, wie z. B. gewöhnlich an sehr kleinen Thieren bei gewöhnlicher Luftbeschaffenheit. Die Fäulniss ist ein unter der Einwirkung von Organismen eintretender complicirter chemischer Process, bei welchem die organischen Bestandtheile einer langsamen Oxydation unterliegen. Da die Keime der Fäulnissorganismen beständig zum lebenden Körper Zutritt haben, so muss angenommen werden, dass der Kreislauf ihre Einwanderung und Vermehrung verhindert, zumal da einzelne Theile, deren Kreislauf unterbrochen ist, ebenfalls der Fäulniss (Gangrän) anheimfallen, wenn ihre Lage so ist, dass organische Keime aus der Atmosphäre eindringen können.

Sachregister.

(Bei den chemischen Körperbestandtheilen ist im Allgemeinen nur der Ort ihrer chemischen Besprechung, nicht die Stellen die sich auf ihr Vorkommen beziehen, angegeben.)

Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.

